86-03072/

The Fisheries Research Board of Canada Reports series encompasses studies, symposia, and special reports.

Report No. 1 — "The Way Ahead" Symposium on the 75th Anniversary of the Fisheries Research Board of Canada.

Report No. 2 — The Fisheries Research Board of Canada — Seventy-Five Years of Achievements. By W. E. Ricker.

Report No. 3 — Science for Canada's Shelf-Seas Fisheries. By H. A. Regier and F. D. McCracken.

Report No. 4 — Biological Oceanography in Canada: A Perspective and Review. By T. R. Parsons.

Published by / Publié par

Environment Canada — Fisheries and Marine Service
Environnement Canada — Service des pêches et des sciences de la mer

Office of the Editor *Bureau du Rédacteur*
116 Lisgar, Ottawa K1A 0H3

Price: Canada: $3.00
Other countries: $3.60
Price subject to change without notice
Requisition No: KF 801-6-0269
Catalogue No: Fs 97-10/5
Love Printing Service Limited

Natura Naturans: A Symposium on the Fry Paradigm[1,2]

The proceedings of a Symposium held at the Harkness Laboratory of Fisheries Research, Algonquin Park, Ontario, on October 8–10, 1974, in honor of Professor F. E. J. Fry, M.B.E., M.A., Ph.D., D.Sc., F.R.S.C.

EDITED BY S. R. KERR AND A. H. LAWRIE

Ontario Ministry of Natural Resources, Maple, Ont.

Contents

INTRODUCTION 2

SELECTED PAPERS

Some concepts and descriptions of physiological tolerance: rate–temperature curves of poikilotherms as transects of response surfaces — D. F. Alderdice 3

Scope for metabolism and growth of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, and some related energetics — J. R. Brett 11

Predation, yield, and ecological efficiency in aquatic food chains — L. M. Dickie 17

Selective breeding and hybridization in fisheries management — P. Ihssen 20

A new approach to fisheries management and F. E. J. Fry's role in its development — K. H. Loftus 25

Initiation of sea lamprey control — W. M. Sprules 30

Ecological analysis and the Fry paradigm — S. R. Kerr 33

Comments 36

SELECTED EXCERPTS FROM SYMPOSIUM DISCUSSION PERIODS 41

ACKNOWLEDGMENTS 43

PROFILE OF F. E. J. FRY 44

LIST OF PARTICIPANTS 48

[1] Reprinted from the *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 1976, 33(2) 296–345

[2] This report was prepared under contract for the Fisheries Research Board of Canada. The views expressed are those of the author and not necessarily those of the Board.

Introduction

SUBSTANTIAL progress in any scientific discipline is essentially and inescapably an expression of personal creativity. The history of science is replete with individuals who, whatever the vicissitudes of what passed for "science policy" in their times, importantly shaped the development of their science.

"Good" science is therefore an intensely personal but not necessarily lonely activity. Indeed, if the creative individual also offers sufficient stimulus, guidance, and personal magnetism to shape and channel the activities of his students and colleagues, then a new scientific school or movement can result.

If sufficiently radical and comprehensive, the Weltanschauung afforded by such a creative individual can constitute a conceptual outlook, or paradigm in the general sense offered by Thomas Kuhn (1970): a redirection of activity that considerably shapes the "conventional science" that is its aftermath.

The proceedings reported here reflect a collective effort to define and elaborate the substance of such a paradigm. What follows is an account of a symposium held late in 1974, on the theme of the Fry Paradigm: the conceptual outlook conferred on ecological science by F. E. J. Fry. The motivation, or excuse, was to mark the occasion of Dr Fry's formal retirement from the Department of Zoology of the University of Toronto. Judged by Dr Fry's subsequent commitments and activities, the retirement, happily, was highly illusory and, therefore, a matter of little present consequence (see Profile).

The title chosen for the Symposium, "Natura Naturans" (literally, "nature naturing") is a term borrowed from the medieval philosophers, who used it to connote an integral appreciation of nature in all its complexity. As these proceedings will show, the titular choice was apposite.

Although in the nature of a Festschrift, these proceedings hopefully represent something more than the usual collection of relatively unconnected contributions by students and colleagues. A deliberate effort was made, through invitations to representative contributors, to capture the essentials of the Fry paradigm in its manifold realizations in autecology, synecology, applied ecology, and philosophy of science. Those who were fortunate enough to participate in the Symposium itself have little doubt of the measure of success that was achieved. The physical environment afforded by the Harkness Laboratory, and the intellectual environment provided by those in attendance, conspired to assure success. What is less certain is that the experience enjoyed by those in attendance can be abridged and adequately captured in print.

A brief description of the format of the Symposium is in order. A priori, the organizers were faced with a dilemma. The basic strategy was to assemble a small, representative group of Fry associates in an informal setting that would promote easy discussion of a loosely structured series of themes. Granted the magnitude of Dr Fry's influence on the present generations in aquatic science, selection of participants was no easy task: the invitation list was in fact highly arbitrary except that each category and generation of Fry's major scientific interests was represented by at least one person. Similarly, it was not easy to select a series of discussion themes that adequately captured the varied attributes of a multifaceted scientific campaign within the serial constraint of a symposium format.

The various contributors were asked to come prepared either to present a short, succinct review paper elucidating Dr Fry's contributions to a particular theme, or alternatively, to serve as a discussant for one or more of the themes. Those who were to contribute a paper were not constrained by a publication requirement: but the fact that some papers at least would be publishable was recognized. These contributors were given the option of including their paper in this account of the Symposium. The papers that follow, therefore, constitute an incomplete but representative sampling of the more formal portions of the proceedings.

The spoken proceedings were recorded on magnetic tape. Some particularly interesting portions of this record, spoken in large part by Dr Fry, were edited somewhat but otherwise reproduced verbatim in what follows. The tapes themselves have been deposited in the Research Library of the Ontario Ministry of Natural Resources.

Selected Papers

The various papers presented to the Symposium were all of substantial quality. The sole criterion applied to their reproduction here was whether they possessed sufficient new content to justify publication for a general audience: this is entirely a reflection of the constraints imposed upon the authors by the organizing committee. It does not imply that the following were by any means the "best" papers contributed. It does say that each was judged to contain more in the way of new insight than could be adequately conveyed in a summary of the proceedings.

The influences of external agencies upon the functional responses of biological entities are pivotal to an understanding of the Fry paradigm.

The three papers by Alderdice, Brett, and Dickie deal with different aspects of this central theme. Taken together, they illustrate the pervasive effects of the theoretical issues first extensively developed in Fry's well-known 1947 monograph "Effects of the environment on animal activity."

Less obviously, perhaps, the fundamental internal processes that underlie the patterns of organismic response to external factors are equally central to the Fry paradigm. Most fundamental of all, in this respect, are the genetic processes which underwrite such responses. The paper by Ihssen represents this component of the paradigm. It is exceptional to the editor's criterion for inclusion here, however, in the sense that the material reviewed by Dr Ihssen is not new to science: it is generally new, however, to that majority of readers who are not abreast of current theory in population genetics, and serves admirably to illustrate this important dimension of Dr Fry's interests.

All who know him are abundantly aware of Dr Fry's practical bent. Whether it takes the form of oxygen breathing apparatus, plastic greenhouses, solar power, or, less unexpectedly, management measures for fisheries resources, the Fry paradigm has been realized in a multitude of utilitarian ways (and an equivalent number of proven impracticalities — such is the well-known resourcefulness of the man!) The papers by Loftus and Sprules reflect two substantial (and utilitarian) aspects of the paradigm.

To this point, the "Fry Paradigm" has been referred to as if it were something as clearly defined as say, the "thermal zone of tolerance." It is not. Neither, as with any complex phenomenon, does it present itself with the ease and clarity of some comportable aphorism. It is just as difficult to get at as anything else worthwhile. The final paper, by Kerr, attempts to provide us with a glimmering. Of greater importance than the paper itself is the response it elicited from Dr Fry, which is reproduced, in slightly edited form, following the paper.

Some Concepts and Descriptions of Physiological Tolerance: Rate–Temperature Curves of Poikilotherms as Transects of Response Surfaces[1]

D. F. ALDERDICE

Department of the Environment, Fisheries and Marine Service, Pacific Biological Station, Nanaimo, B.C.

ALDERDICE, D. F. 1976. Some concepts and descriptions of physiological tolerance: rate–temperature curves of poikilotherms as transects of response surfaces. FRB Report No. 5: 3–11.

Precht rate curves may be considered as transects across a rate surface bounded by a Fry temperature polygon. Changes in metabolic or active capacity within the tolerance polygon approximate capacity changes within Precht's normal range of temperatures. Precht's resistance adaptations are consequences of change in capacity occurring in the zone of resistance of Fry.

The turning-point axis of Precht rate curves is assumed analogous to the axis of maximum rate at acute temperatures (test-temperature axis), using an activity surface as a model. Parallelism is suggested between this axis and the upper incipient lethal temperature boundary where the latter may be unknown.

In the standard comparison of cold-adapted and warm-adapted rates, Precht compensation types can depend on the nature of the capacity surface and on the choice of acclimation temperatures. Reasonable and paradoxical resistance adaptations reflect characteristics of the capacity surface, in particular the turning-point axis, in relation to the acclimation and acute temperature axes of measurement. Resistance adaptations appear directly related to the course of the incipient lethal boundaries on a rate surface. Further understanding of capacity surfaces

[1]This paper forms part of the proceedings of a Symposium convened at the Harkness Laboratory of Fisheries Research, Algonquin Park, Ontario, October 1974, in honor of Professor F. E. J. Fry, M.B.E., M.A., Ph.D., D.Sc., F.R.S.C.

probably requires that a minimum of five transects be made across a surface, rather than the two generally made for warm-adapted and cold-adapted comparisons.

In such studies, meaningful measures of acute response require extended understanding of the nature and time course of thermal acclimation, and of the potential biases embedded in a response arising from other temperature-dependent compartments of metabolic demand. The need is demonstrated for a quantitative distinction between thermal resistance and tolerance in cells and microorganisms, equivalent to the incipient lethal temperature boundaries of Fry. Such determinations, above all, require that temperature level and exposure time not be confounded.

ALDERDICE, D. F. 1976. Some concepts and descriptions of physiological tolerance: rate–temperature curves of poikilotherms as transects of response surfaces. FRB Report 5: 3–11.

Les courbes de taux de Pretch peuvent être considérées comme des transversales à travers une surface de taux comprise dans les limites d'un polygone de température de Fry. Les variations de capacité métabolique ou active, dans les limites du polygone de tolérance, se rapprochent des variations de capacité dans la gamme normale de température de Pretch. Les adaptations de résistance de Pretch sont une conséquence du changement de capacité se produisant dans la zone de résistance de Fry.

On suppose que l'axe du point de tour des courbes de Pretch est analogue à l'axe de taux maximal à des températures aiguës (axe de température d'essai), utilisant une surface d'activité comme modèle. On suggère un parallélisme entre cet axe et la limite supérieure de température de début des mortalités dans les cas où cette limite est inconnue.

Dans une comparaison conventionnelle des taux chez des individus adaptés au froid et à la chaleur, les types de compensation de Pretch peuvent dépendre de la nature de la surface de capacité et du choix des températures d'acclimatation. Les adaptations raisonnables et paradoxales de résistance reflètent les caractéristiques de la surface de capacité, en particulier l'axe du point de tour, en rapport avec les axes de mesure de la température d'acclimatation et de la température aiguë. Les adaptations de résistance semblent directement liées à la direction des frontières marquant le début des mortalités sur une surface de taux. Une meilleure compréhension des surfaces de capacité exige probablement un minimum de cinq transversales à travers une surface, plutôt que les deux ordinairement tracées lors de comparaisons entre des individus adaptés à la chaleur et au froid.

Dans des études de ce genre, les mesures de réponse aiguë, pour être significatives, présupposent une bonne compréhension de la nature et de l'évolution dans le temps de l'acclimatation thermique, et des biais inhérents à une réponse provoquée par d'autres composantes, également dépendantes de la température, de la demande métabolique. L'auteur fait ressortir le besoin d'une distinction quantitative entre la résistance et la tolérance thermique dans les cellules et les microrganismes, équivalant aux frontières de température de début des mortalités de Fry. De telles déterminations exigent avant tout qu'on ne confonde pas niveau de température et temps d'exposition.

Accepted October 28, 1975 Accepté le 28 octobre 1975

IN a recent review (Alderdice 1972; p. 1673 et seq.), concepts of temperature adaptation in poikilotherms, developed by Fry (Fry 1947, 1971; Fry and Hochachka 1970) and by Precht (Precht 1949, 1958, 1964, 1968; Christophersen and Precht 1953; Christophersen 1967), were discussed in relation to response surface analysis. Of the two schools of thought, that of Fry and coworkers has dealt primarily with responses of intact organisms. Precht and his colleagues have worked principally with metabolic responses of organs, tissues, cells, and microorganisms. Common to both schools have been studies of respiratory metabolism as influenced by temperature.

As defined and described, the two concepts appear superficially to be distinct. However, further examination indicates that they are based on the same strategem. This paper attempts to focus attention on the stratagem by reviewing similarities and apparent differences between the two concepts, and problems of interpretation common to both.

Background and Definitions

Poikilotherms essentially are temperature conformers; temperature governs the rate of biochemical reactions, hence the metabolic rate, and thence activities mediated through the effects of temperature on metabolism. *Metabolism* is taken as the sum of the reactions yielding energy the organism utilizes, while *activities* are those things the organism does with the energy derived from metabolism (Fry 1971). Traditionally, metab-

olism has been measured in terms of oxygen consumption. Locomotor performance, on the other hand, is a commonly measured activity.

However, the distinction between metabolism and activity is often a fine one, leading to problems of interpretation. Heart beat and respiration often have served as determiners of metabolic rate. If metabolism is confined to the cellular and subcellular level, then heart beat and respiration are activities associated with transport and delivery of the components of and energy derived from metabolic processes. Nevertheless, such activities may be used as estimators of total metabolism, recognizing that the various compartments contributing to the total may not be strictly comparable from one organism or circumstance to another.

In recent years increased attention has been directed toward determining the contribution of various biological processes to energy utilization. These processes involve the more subtle activities such as growth, respiration, random activity, excretion, digestion, and ion and osmoregulation. In intact higher organisms, both metabolism and activity also may be affected by function of the central nervous system (e.g. excitement metabolism) and hormonal influences (e.g. seasonal effects). Many of these activities can affect measured rates in tissues, cells and microorganisms, as well as in higher organisms. Their control, as variables, leads to more exact descriptions of measured rate processes. Fry and Hochachka (1970, fig. 4) distinguish between *standard*, *routine*, and *active* metabolism, where a measure of control is exercised over locomotor and spontaneous activity and excitement metabolism.

Poikilotherms in general alter rate functions in response to temperature change. The time course of change in response may occur in three phases. There may be an immediate sensory or shock reaction involving *overshoots* or *undershoots* of rate, whose duration is measured in minutes (Grainger 1958, 1960). There may follow a period of altered and essentially stabilized rate whose duration would be measured in hours. Subsequently, a slow change can occur until a new equilibrium is reached after a period of days or weeks (Prosser 1958). The terms adaptation and acclimation will be used more or less interchangeably for this process. *Adaptation* is considered as the alteration of response of an organism of survival value in a changed environment (Prosser 1958). *Acclimation* can be taken as the process by which a new steady state of rate functions is achieved after environmental alteration. In terms of either activity or metabolism, when a response is measured in the temporary phase of rate stabilization, the rates are termed *acute*, signifying that they were obtained before the organism could acclimate to a new level of environmental conditions.

The Fry Concept

Fry (1971) has classified environmental factors in terms of their lethal, controlling, limiting, masking, and directive influences. Comment will be limited to the first three of these classes. Recalling the distinction made between metabolism and activity, temperature is assumed to act as a *lethal* factor primarily by disrupting integrated metabolism. The *temperature tolerance* polygon (Fry *et al.* 1942) provides a quantitative means of distinguishing between *thermal tolerance* and *thermal resistance*. It encloses those combinations of acute and acclimated temperature experience that an organism can tolerate indefinitely (Fig. 1). Conversely, outside the tolerance polygon, temperature experience alone ultimately is lethal.

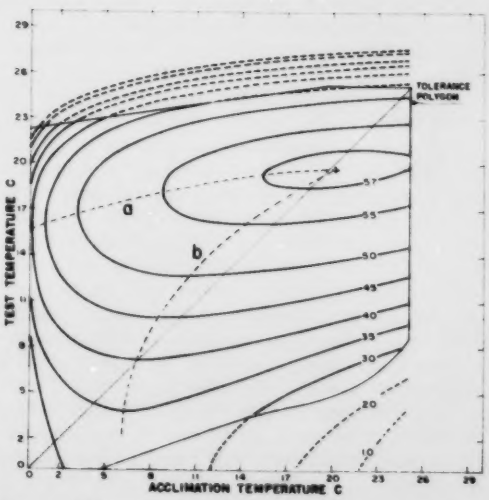


Fig. 1. Influence of acclimation temperature on the critical swimming speed of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) juveniles, measured acutely at various temperatures. Isopleths of swimming speed (fish lengths per second) are shown inside the tolerance polygon as defined by Brett (1952). Computed maximum swimming speeds occur on "ridges" on the surface, with respect to (a) test or acute temperature (test-temperature ridge), and (b) acclimation temperature. Both ridges culminate in a locus of ultimate maximum swimming speed at the center of the surface. The diagonal line joins equal acclimation and test temperatures. Computed swimming speed isopleths in the zone of resistance are indicated by the broken lines (Griffiths and Alderdice 1972).

Forming the boundaries of the *zone of tolerance* are the *upper* and *lower incipient lethal* temperatures. In the *zone of resistance*, therefore, survival is a function of temperature level and duration of exposure; that is, the *effective time* is the duration of exposure, at a given temperature in the zone of resistance, required to produce the lethal effect.

Rates of activity, measured acutely, may reach a maximum within the zone of tolerance. For example, critical (estimated maximum sustained) swimming speeds of coho salmon juveniles (Griffiths and Alderdice 1972) are maximized on two temperature ridges that culminate in a center for ultimate maximum critical swimming performance near 20 C (Fig. 1). On any selected acclimation temperature transect of the performance surface, within the tolerance polygon, swimming rate is maximized on the upper ridge (a). Below the ridge, temperature appears to act as a controlling factor, governing supply of metabolites and, consequently, the availability of energy for activity. Above the ridge performance declines, suggesting that activity is increasingly dominated by a limiting factor such as progressive restriction of oxygen supply.

Acute determinations of metabolic rate, on the other hand, present other problems. In higher organisms the reason is, of course, the considerable difficulty of making meaningful measurements, unbiased by metabolism associated with sensory stimulation and random activity (Peterson and Anderson 1969; Fry and Hochachka 1970, p. 88; Fry 1971, p. 82 et seq.). In cells and microorganisms similar biases can be present, associated with availability of substrate metabolites, rates of growth, and differences in motility. However, it seems reasonable to expect that a better knowledge of the effects of such biases will be obtained in the future and that closer investigation of the time course of rate changes under acute conditions will assist in this understanding.

The Precht Concept

Precht evolved a classification of adaptation phenomena based on the effects of temperature change on metabolic parameters, particularly in cells, tissues, and microorganisms (Precht 1949, 1964, 1968; Christophersen and Precht 1953). Precht distinguishes between two types of temperature-induced adaptations: those occurring at temperatures within the *normal range (capacity adaptation)*, and those at *temperature extremes (resistance adaptations)*.

Capacity adaptation (performance adaptation, compensation) typically is measured as the difference in magnitude of adapted response at two temperatures (e.g. warm, cold), usually 10 C apart (Fig. 2). Sets of *rate curves* may be generated between those temperatures (t_1, t_2) as follows. Starting with measurement of the adapted response at the lower temperature (t_1), temperature is increased at intervals, the response being measured acutely at each interval up to t_2 (*cold-adapted* rate curve). Similarly, starting with measurement of adapted response at the higher temperature (t_2), the response is measured acutely as the temperature is decreased in steps down to t_1 (*warm-adapted* rate curve). Rate compensation curves obtained in this manner have been divided into five arbitrary categories (Fig. 2): type 1, supraoptimal; 2, ideal; 3, partial; 4, absent; and 5, inverse compensation. Figure 2b illustrates type 3 where, although compensation occurs, the original (adapted) level of response is only partially restored (partial compensation).

By analogy, the swimming performance surface of Fig. 1 lends itself to description in terms of capacity adaptation. Over much of that surface, compensation appears to be inverse (type 5). For example, the swimming rate of a coho juvenile acclimated to t_1 (e.g. 10 C) is about 4.5 lengths/s (L/s). Performance of the fish, raised to t_2 (e.g. 20 C) and measured acutely, would be about 5.5 L/s. After the fish is acclimated to t_2, its swimming rate should rise further to about 5.8 L/s.

Resistance adaptations may be demonstrated on pairs of warm-adapted and cold-adapted rate curves by extending acute measures of response to temperatures outside the normal range ("ex-

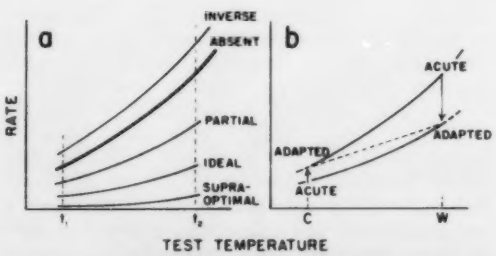


Fig. 2. Types of capacity adaptation (rate compensation). a, Rate curves are shown for two temperatures (t_1, t_2) in the "normal range" for an organism adapted to t_1, raised acutely to t_2 (heavy line), allowed to acclimate to t_2, then returned acutely to t_1 (lighter lines); b, The course of partial compensation, as an example, shows rate changes for cold-adapted (C) or warm-adapted (W) organisms moved to the second temperature; the broken line shows the relation between the adapted rates at the two temperatures (modified in part from Precht 1961).

tremes"). The stylized rate curves of Fig. 3, assembled by Precht from numerous studies of living material, frequently have been used to illustrate two types of resistance adaptations. *Reasonable adaptations* are those where heat resistance increases and cold resistance decreases with increase in adaptation temperature (e.g. Fig. 1). *Paradoxical adaptations* are those where heat resistance decreases and cold resistance increases with increase in adaptation temperature.

Finally, it should be pointed out that response surface configuration implied from these concepts is that defined over short intervals of time. Such relatively "fixed" responses are equivalent to Precht's *unchanging reaction* systems. Over extended periods of time, however, surface configuration may change with growth or season (Griffiths and Alderdice 1972; Alderdice 1972), as may the incipient lethal boundaries (Tyler 1966); these changes are equivalent to variations occurring under Precht's *changing reaction systems*. The distinction will not be developed further, but is made to complete the general argument. By analogy, changing reaction systems could be represented by a strip of motion picture film illustrating dynamic properties of a surface in time; the surface shown in Fig. 1 would then represent a single frame.

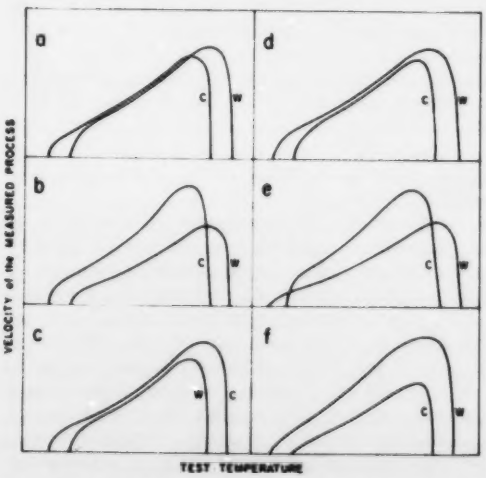


FIG. 3. Schematic representation of the influence of acute (test) temperatures on rate processes of various cold-adapted (C) and warm-adapted (W) organisms: a, reasonable cold and heat adaptation, compensation absent; b, reasonable cold and heat adaptation with compensation; c, reasonable cold and paradoxical heat adaptation, compensation absent; d, paradoxical cold and reasonable heat adaptation, compensation absent; e, paradoxical cold and reasonable heat adaptation, partial compensation; f, paradoxical cold and reasonable heat adaptation, inverse compensation (adapted from Precht 1959, 1967).

Synthesis

The rate–temperature curves that have been presented are, of course, selected transects (warm-, cold-acclimated) of rate surfaces whose axes are acclimation (adaptation) and acute (test) temperature (e.g. Fig. 1). For example, the pair of rate curves from Fig. 3a are reproduced in Fig. 4 (lower panel) as transects of a rate surface (upper panel) at two arbitrary levels (w, warm; c, cold) of acclimation temperature. Isopleths of rate on the surface have been added (upper panel) on the basis of the arbitrary scale in the lower panel.

In this manner types of rate surfaces may be constructed (Fig. 5) that satisfy the characteristics of each pair of rate curves of Fig. 3. Note

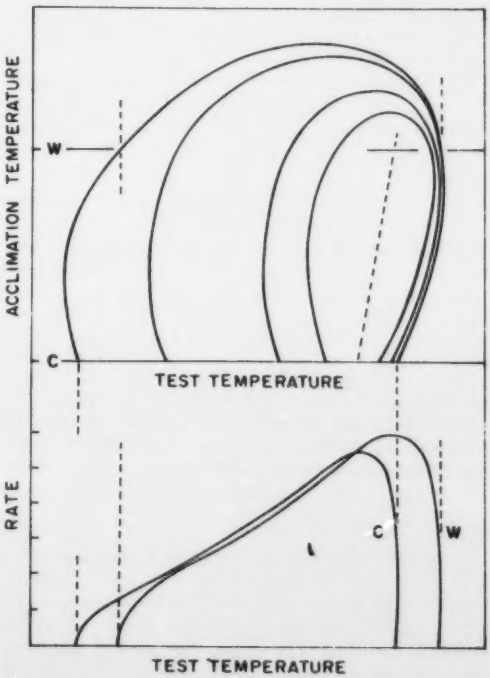


FIG. 4. Rate surface (*upper*) constructed from the pair of rate–temperature curves (*lower*) from Fig. 2a. Placement of the cold-adapted (C) and warm-adapted (W) curves, as transects of the upper panel, is arbitrary. Isopleths of rate (*upper*) have been drawn freehand through loci of equal rate on the two lower (C, W) transects. The diagonal broken line (*upper*) joins the test temperatures of maximum rate from the two lower (C, W) curves.

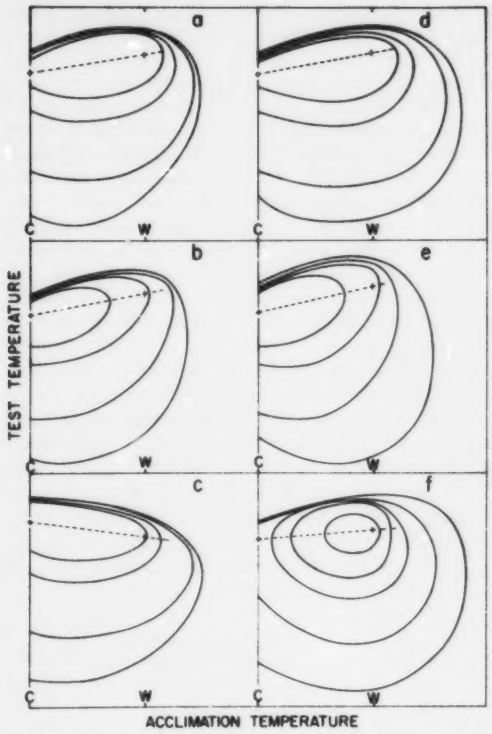


FIG. 5. Schematic rate surfaces, constructed as in Fig. 4, based on the cold-adapted (C) and warm-adapted (W) rate curves of Fig. 2 considered as surface transects. The major axes of the surfaces are approximated by the broken lines through the center region of each surface. These axes join the "turning points" (Umkehrpunkte) of the Precht rate curves. On these axes, assumed analogous to the test-temperature axis of Fig. 1, would be found the test (acute) temperatures associated with maximum rate (crosses) for each acclimation temperature.

that in Fig. 5 the temperature scales have been transposed; rate surfaces based on Precht's models may then be considered relative to Fry's thermal tolerance polygon. The reader is cautioned, however, against extensive interpretation of these stylized surfaces. The main reason for showing them is to illustrate some of their suggested properties, in the hope of generating further enquiry. It would be appropriate at this point to illustrate capacity surfaces in terms of metabolic rate. However, for reasons outlined earlier, little complete evidence of this nature is available (Fry and Hochachka 1970, p. 102–103).

A tentative analogy may now be presented, relating the Fry and Precht concepts of adaptation. Precht's "rate curves," describing either metabolic rates or levels of activity, may be considered as transects across a rate surface bounded by a Fry temperature tolerance polygon. Therefore, changes in metabolic rate or active capacity, within the tolerance polygon, will approximate capacity changes within Precht's normal range of temperatures. Changes in those levels beyond the zone of tolerance, will approximate *capacity* changes at Precht's temperature extremes. That is, Precht's *resistance adaptations* are analogous to changes in *capacity* occurring in the zone of resistance of Fry.

Discussion

Implicit in the following discussion is the assumption that preexperimental temperature history is known. The boundaries of the zone of tolerance, and effective times at temperatures beyond the incipient lethal level, are a function of the temperature of prior acclimation, other factors contributing to the acclimation state being equal (e.g. size, season, oxygen supply). Measures of capacity within the zone of tolerance also are dependent on the time course of metabolic adjustment after a preparation is shifted to a new, acute temperature. The influence of other activities and their associated compartments of metabolism may also modify the measured rates. Meaningful measurements under these circumstances may require a better appreciation of the nature and time course of thermal acclimation, and appreciation of the potential biases imbedded in a measure of response resulting from other compartments of metabolic demand.

In this regard a fundamental difference occurs in the methods used by the two schools of thermal adaptation. Fry employs sudden transfers of fish from acclimation to constant, acute temperatures, and determines incipient lethal levels approximately as the asymptote of a distribution of effective times. Precht (Christophersen and Precht 1952; Precht et al. 1966) and many other investigators often employ steadily increasing or decreasing temperatures, starting at the acclimation level and measuring response rates at various temperatures throughout the course of temperature change. In general, the latter is the method for obtaining the *critical thermal maximum* (CTM). This technique tends to confound time and temperature; it tends to raise or lower the upper and lower lethal temperatures, respectively (Fry 1971). Although the process is not at all well understood, it appears the lethal temperature will depend on the rate of temperature change, which influences both the time available for acclimation and the time of exposure to temperatures at and

beyond the incipient lethal level (Cocking 1959). Hence, use of the CTM can lead to differences in acutely determined measures of capacity and determinations of lethal temperature, depending on the rate of temperature change employed.

With these qualifications in mind and with reservations arising from the paucity of real data, the attributes of temperature adjustment so far considered will be discussed further in relation to the rate surface of Fig. 1.

Capacity Adaptations

In general, changes in metabolic rate or active capacity, measured acutely for given acclimation temperatures within the "normal" range, generate surfaces whose contours reflect both acclimation and acute temperature experience. Conversely, from such a surface the relation of rates on any pair of transects may be estimated. On the surface a parallelogram may be constructed, starting at the equal temperature diagonal (e.g. Fig. 1), to show: the acclimated rate at temperature t_1, the acute rate after transfer to t_2, the acclimated rate after adjustment to t_2, the acute rate after return to t_1, and the final rate when acclimation to t_1 is again complete.

The "turning point" of these curves (temperature at which the maximum rate occurs on a transect) may or may not be found within the zone of tolerance, depending on the biological material examined and the response measured. For swimming speeds of intact fish (Fig. 1), the turning point occurs within the zone of tolerance and is found on the "test-temperature axis." Furthermore, the test-temperature axis of maximum capacity and the upper incipient lethal boundary are approximately parallel, suggesting that the former may provide information on the slope although not the exact location of the latter (cf. Fig. 1, 5). In general, it is assumed that the temperature ridge of maximum capacity occurs near or beyond the upper boundary of the zone of tolerance. In addition, some cellular preparations may show changes in capacity at Precht's "normal" temperatures, but show little or no resistance adaptation (see Berkholz 1966; his fig. 4). Hence, the temperature of maximum capacity may be constant at increasing acclimation temperatures. That is, maximum rates in some instances may be found on the equivalent test-temperature ridge of Fig. 1, and the ridge would parallel the acclimation temperature axis.

Finally, there is one major point to be made regarding the five compensation types defined under Precht's capacity adaptation. Determination of compensation type can depend on the nature of the capacity surface and the choice of temperatures in the standard two-temperature comparison. This can be demonstrated by erecting a two-temperature parallelogram on any of the surfaces illustrated (Fig. 1, 5) in the manner described earlier. Although those on the swimming speed surface of Fig. 1 will resemble inverse compensation, it can be shown that compensation type, in general, will depend on 1) the slope of the major (test-temperature) axis of the capacity surface relative to the acclimation temperature axis, 2) the occurrence and location of a temperature locus of ultimate maximum capacity within or beyond the boundary of the tolerance polygon, and 3) the two temperatures (transects) selected in the comparison. Further understanding of the nature of the capacity surface would require investigation of, perhaps, five surface transects, rather than the two generally made.

Transition Between Capacity and Resistance

The limits of a capacity surface, for intact organisms, are conveniently defined by the incipient lethal boundaries. For suborganismic preparations the analogous boundaries have not been defined. Much work has been done on enzyme activity and metabolic rate of cell preparations; in general, however, the techniques employed confound time and temperature in the determination of metabolic rate or extent of enzyme deactivation (e.g. by using a constant short exposure time at a series of acute temperatures).

One possible approach would be the determination of resistance (exposure) time (to 50% mortality or an equivalent metameter) at a series of acute temperatures, with possible correction for control mortality using the acclimation temperature as a control. A number of such determinations on preparations from various acclimation temperatures should produce a family of truncated rectangular hyperbolae. These would be equivalent to Fry's (untransformed) resistance lines (e.g. Fry 1947; his fig. 5). The exposure time asymptote of each distribution should approximate the incipient lethal temperature for each acclimation temperature investigated. The series of asymptotes obtained should define the incipient lethal boundary.

Further estimates could be investigated, in the same manner, using the temperature at the point of intersection of the two limbs of an Arrhenius plot of selected measures of metabolic rate or active capacity.

Resistance Adaptations

With the setting of incipient lethal boundaries

on Precht rate curves, resistance adaptations would be equivalent to measures of change in capacity in the zone of resistance of Fry. Basically, resistance adaptations as measured are comparable to the changes in swimming performance shown in Fig. 1 when performance is measured acutely outside of the zone of tolerance. Where upper lethal boundaries have not been determined, it is assumed that investigation would occur on transects of the surface at and beyond the test-temperature axis of maximum capacity. In this respect it is noted that the slope of the test-temperature axis, relative to the acclimation axis, may suggest the form of the upper incipient lethal boundary. However, the lack of parallelism between swimming speed isopleths and the lower incipient lethal boundary in Fig. 1 suggests that a similar association does not occur at low lethal temperatures.

Precht's definitions of reasonable and paradoxial resistance adaptations are based on comparisons involving shifts in the course, magnitude, and turning points of cold-adapted and warm-adapted rate curves. Examination of the incipient lethal boundaries in Fig. 1 suggests that rate surfaces and their lethal boundaries can lead to similar interpretations. The example (Fig. 1) is one of reasonable heat adaptation and reasonable cold adaptation. That is, increase in acclimation temperature leads to decrease in cold tolerance and increase in heat tolerance. Undoubtedly, the same conclusion would be reached by comparing a number of transects of the swimming speed *capacity* surface shown in the figure, as the test-temperature axis of maximum swimming capacity and the upper incipient lethal temperature boundary are approximately parallel. In contrast, and by similar argument, paradoxical resistance adaptation would suggest that the upper incipient lethal temperature boundary would parallel the turning-point axis (e.g. Fig. 5c); that is, both capacity and tolerance probably decrease together at higher acclimation temperature levels.

ALDERDICE, D. F. 1972. Factor combinations, p. 1659–1722. *In* O. Kinne [ed.] Marine ecology. Vol. 1. Environmental factors, Part 3. Wiley-Interscience, London.

BERKHOLZ, G. 1966. Über die Temperaturadaptation des Nerflings (*Idus idus*, Pisces) nach inkonstanter Vorbehandlung. Z. Wiss. Zool., Abt. A. 174: 377–399.

BRETT, J. R. 1952. Temperature tolerance in young Pacific salmon, genus *Oncorhynchus*. J. Fish. Res. Board Can. 9: 265–323.

CHRISTOPHERSEN, J. 1967. Adaptive temperature responses of microorganisms, p. 327–348. *In* C. L. Prosser [ed.] Molecular mechanisms of temperature adaptation. Publ. 84, Am. Assoc. Adv. Sci., Washington, D.C. Horn-Shafer Co., Baltimore, Md.

CHRISTOPHERSEN, J., AND H. PRECHT. 1952. Untersuchungen zum Problem der Hitzeresistenz. I. Versuche an Karauschen (*Carassius vulgaris* Nils). Biol. Zentralbl. 71: 313–326.

1953. Die Bedeutung des Wassergehaltes der Zelle für Temperaturanpassungen. Biol. Zentralbl. 72: 104–119.

COCKING, A. W. 1959. The effects of high temperature on roach (*Rutilus rutilus*). II. The effects of temperature increasing at a known constant rate. J. Exp. Biol. 36: 217–226.

FRY, F. E. J. 1947. Effects of the environment on animal activity. Univ. Toronto Stud. Biol. Ser. 55, Publ. Ont. Fish. Res. Lab. 68: 1–62.

1971. The effect of environmental factors on the physiology of fish, p. 1–98. *In* W. S. Hoar and D. J. Randall [ed.] Fish physiology. Vol. 6. Environmental relations and behaviour. Academic Press, Inc., New York and London.

FRY, F. E. J., J. R. BRETT, AND G. H. CLAWSON. 1942. Lethal limits of temperature for young goldfish. Rev. Can. Biol. 1: 50–56.

FRY, F. E. J., AND P. W. HOCHACHKA. 1970 Fish, p. 79–134. *In* G. C. Whittow [ed.] Comparative physiology of thermoregulation. Academic Press, Inc., New York and London.

GRAINGER, J. N. R. 1958. First stages in the adaptation of poikilotherms to temperature change, p. 79–91. *In* C. L. Prosser [ed.] Physiological adaptations. Ronald Press, New York, N.Y.

1960. The early phases in the adjustment of respiratory rates of unicellular organisms to new temperatures and the simulation of these in a model. Z. Wiss. Zool., Abt. A. 163: 317–341.

GRIFFITHS, J. S., AND D. F. ALDERDICE. 1972. Effects of acclimation and acute temperature experience on the swimming speed of juvenile coho salmon. J. Fish. Res. Board Can. 29: 251–264.

PETERSEN, R. H., AND J. M. ANDERSON. 1969. Influence of temperature change on spontaneous locomotor activity and oxygen consumption of Atlantic salmon, *Salmo salar*, acclimated to two temperatures. J. Fish. Res. Board Can. 26: 93–109.

PRECHT, H. 1949. Über die Temperaturabhängigkeit von Lebensprozessen. Z. Naturforsch. 46: 26–35.

1958. Concepts of temperature adaptation of unchanging reaction systems of cold-blooded animals, p. 50–78. *In* C. L. Prosser [ed.] Physiological adaptations. Ronald Press, New York, N.Y.

1959. Untersuchungen über die Resistenzadaptation einiger Organfunktionen von Warmwasserfischen gegenüber extremen Temperaturen. Z. Vgl. Physiol. 42: 365–382.

1961. Temperaturanpassungen bei wechselwarmen Tieren. Zool. Anzeiger 24: 38–60.

1964. Über die Resistanzadaptation wechselwarmer Tiere an extreme Temperaturen und ihre Ursachen. Helgol. Wiss. Meeresunters. 9: 392–411.

1967. A survey of experiments on resistance adaptation. p. 307–321. *In* A. S. Troshin [ed.] The cell and environmental temperature. Pergamon Press, Oxford.

1968. Der Einfluss "normaler" Temperaturen auf Lebensprozessen bei wechselwarmen Tieren unter

Ausschluss der Wachstums- und Entwicklungsprozesse. Helgol. Wiss. Meeresunters. 18: 487–548.

PRECHT, H., T. BASELOW, R. BERECK, F. LANGE, W. THIEDE, AND L. WILKE. 1966. Reaktionen und Adaptationen wechselwarmer Tiere nach einer Änderung der Anpassungstemperatur und der zeitliche Verlauf. Helgol. Wiss. Meeresunters. 13: 369–401.

PROSSER, C. L. 1958. General summary: the nature of physiological adaptation, p. 167–180. *In* C. L. Prosser [ed.] Physiological adaptation. Ronald Press, New York, N.Y.

TROSHIN, A. [ed.] 1967. The cell and environmental temperature. Pergamon Press, Oxford. x + 462 p.

TYLER, A. V. 1966. Some lethal temperature relations of two minnows of the genus *Chrosomus*. Can. J. Zool. 44: 349–364.

Scope for Metabolism and Growth of Sockeye Salmon, *Oncorhynchus nerka*, and Some Related Energetics[1]

J. R. BRETT

Department of the Environment, Fisheries and Marine Service, Pacific Biological Station, Nanaimo, B.C. V9R 5K6

BRETT, J. R. 1976. Scope for metabolism and growth of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, and some related energetics. FRB Report No. 5: 11–17.

The extent of metabolic and feeding requirements for fingerling sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) are compared over the tolerable range of temperature. Scope for growth, derived from the difference between maximum and maintenance rations, is shown to relate to temperature in a manner similar to that for maximum growth rate. Metabolic scope is compared with scope for growth, supporting the general concept of scope for activity developed by Fry (1947).

BRETT, J. R. 1976. Scope for metabolism and growth of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, and some related energetics. FRB Report No. 5: 11–17.

L'auteur compare les exigences métaboliques avec celles de l'alimentation chez des alevins de la grosseur du doigt de saumon nerka (*Oncorhynchus nerka*) dans l'intervalle tolérable de température. Il démontre que la sphère de croissance, dérivée de la uifférence entre les rations maximales et de subsistance, est liée à la température de la même façon que celle du rythme de croissance maximal. Il compare la sphère du métabolisme avec celle de la croissance, appuyant le concept général de sphère d'activité développé par Fry (1947).

Accepted October 28, 1975

Accepté le 28 octobre 1975

THE concept of *scope for activity* was first elaborated by Fry (1947) as the difference between active and standard metabolic rates. This "metabolic scope" defined the amount of energy available for activity, over the tolerable range of temperature. Fry (1947, 1971) demonstrated that the maximum sustained swimming speed of fish was closely correlated with metabolic scope and not active metabolic rate, a relation that is particularly apparent at high temperatures. Although touching on a broad range of activities requiring energy expenditure (e.g. rates of locomotion, fecundity, branchial ventilation, development, heartbeat — for various organisms) by far the greatest attention was devoted to levels of locomotion in fish, either as spontaneous activity or as imposed swimming speeds. These were studied in relation to rates of oxygen consumption and the effects of environmental factors. Fry (1971) stated that he was essentially concerned with catabolism — "the sum of the reactions which yield the energy the organism utilizes." Growth, an anabolic process, was recognized as an activity, and used in one illustration to show the limiting effects of fluctuating levels of oxygen (Whitworth 1968, quoted by Fry 1971).

Warren and Davis (1967) paid tribute to Fry's concept of *scope for activity* and elaborated a

[1]This paper forms part of the proceedings of a symposium convened at the Harkness Laboratory of Fisheries Research, October 1974, in honor of Professor F. E. J. Fry, M.B.E., M.A., Ph.D., D.Sc., F.R.S.C.

scope for growth, which they tentatively considered to be "the difference between the energy of the food an animal consumes and all other energy utilizations and losses." These authors recognized that the anabolic aspects of food consumption cannot be considered in the same context with the catabolic relations of active and standard metabolic rates, although one system obviously influences the other. A number of examples of scope for growth depicted as growth rates in relation to temperature were given by Warren and Davis (1967) in conjunction with certain associated bioenergetic relations, namely: food consumed, fecal wastes, specific dynamic action, and starving metabolic rate. However, these do not by themselves involve a calculated scope (by difference) such as Fry applied to metabolic rates.

It was also noted by Fry (1947) that environmental factors operate through metabolism to affect activity, and not directly on the activity itself. Similarly, environmental factors will not act directly on growth; the pathway will be through the mechanisms of energy supply and demand influencing the scope, in a way that Warren and Davis (1967) implied but did not actually determine. Warren (1971) further elaborated on this thesis, illustrating the theoretical effects of limiting food on the energy budget and the deduced scope for growth.

It is apparent that a clear distinction must be made between the activity itself (growing, excreting, contracting, respiring, etc.) and the source of available energy providing for that activity. The source is presumably a measurable metabolic component of the food intake; in the case of growth it would be an anabolic component.

As a result of research on both the metabolic rates and the feeding rates of young sockeye salmon in relation to the respective activities of swimming (Brett 1964) and growing (Brett et al. 1969), a revealing comparison of the energy relations involved in the two scopes can be made. The terminology of Fry (1957) will be used for metabolic rates, with indicated abbreviations, and that adopted by Brett et al. (1969) used for growth relations; standard metabolic rate (S_{met}), active metabolic rate (A_{met}), maximum growth rate (G_{max}), maximum ration (R_{max}), maintenance ration (R_{maint}).

Energy Costs

Energy Conversions

The common unit of rate of energy exchange for metabolism and growth has been chosen as kcal/kg per h. Metabolic rates have been converted by applying an oxycalorific equivalent of 3.36 cal/mg O_2 or 4.8 kcal/liter O_2. Brafield and Solomon (1972) have shown that if protein metabolism is the main source of energy and ammonia the main excretory product, a value of 3.20 cal/mg O_2 is applicable. However, for sustained performance of sockeye salmon it was demonstrated that lipids (3.30 cal/mg O_2) may contribute over half the energy; in addition some carbohydrate (3.53 cal/mg O_2) utilization is involved (Brett 1973). Further it has been observed that the respiratory quotient (RQ) of fish is frequently over 0.8 during periods of excitement indicating some carbohydrate metabolism (Kutty 1968, 1972). Hence the value of 3.36 cal/mg O_2 was selected; it differs by only 5% from the protein-based value of Brafield and Solomon (1972).

The caloric food values involved are those recorded in Brett et al. (1969). The mean value was 5.45 kcal/g of dry food. In the experiments described in 1969, fish were fed a measured amount in terms of dry food calculated as a percent of the dry body weight, which was then converted back to the equivalent amount per kg of wet weight. The moisture content of a 30-g fish on maintenance ration is about 78%. A ration of 1%/day is equivalent to 2.2 g dry food/kg of fish (wet) per day or approximately 0.50 kcal/kg per h. Sockeye fingerlings on a maximum ration have a moisture content of about 72% (Brett et al. 1969). Since there is more dry weight per kg of wet weight of fish, a ration of 1%/day is equivalent to 0.64 kcal/kg per h.

These values represent the total caloric energy in the food. Because of a nondigestable fraction and an excreted fraction, a physiological value of 80% of the total energy has frequently been used for assessing the net energy (e.g. Winberg 1956, Paloheimo and Dickie 1966). While there is justification for this fraction when the diet is virtually devoid of carbohydrate, as in most natural foods, artificial foods are formulated with some cheap carbohydrate to economize on the use of protein as an energy source. The digestibility of carbohydrate (e.g. raw cereal starches) has been studied for trout by Phillips and associates (Phillips 1969; Phillips and Brockway 1959). Using Phillips' (1969) physiological values,[2] only 72% of the energy is available for use, providing 3.92 kcal/g dry food. A unit value of 1% dry wt/kg per day therefore equates to

[2]Kilocalories per gram for protein = 3.9, fat = 8.0, and carbohydrate = 1.6. More digestible carbohydrate is incorporated in present diets (Halver 1972).

0.36 kcal/kg per h for maintenance ration and 0.46 kcal/kg per h for maximum daily ration.

Size Considerations

The size and age of sockeye studied in the two cases (metabolic rates, growth rates) were not identical. Both were yearling fish, ranging in weight from either 33 to 66 g with a mean of 48 g (metabolism), or 6 to 29 g with a mean of 13 g (growth). Correction of metabolic rates for comparing similar weights of sockeye has been shown to follow a weight exponent of 0.88 for standard metabolism and 0.99 for active metabolism (Brett and Glass 1973). For the difference in mean weights of the two groups this would involve at most a 10% correction (S_{met}), ranging to less than 1% (A_{met}). Weight corrections for size effect on food consumption rates are known from hatchery practices for maximum rations (Haskell 1959) but not for maintenance rations. Since growth rate falls more rapidly than metabolic rate with increasing size, a greater correction than 0.88 is undoubtedly involved. However, by considering the following analysis to apply to sockeye weighing an average of 30 g, only a small error for weight correction (±18 g) could enter into the comparisons: the emphasis is on the principles involved.

Maintenance Levels

Studies of the "maintenance cost" or "maintenance requirement" of domestic animals, in either a fasting state or steady energetic state (no weight change), are frequently conducted to establish minimum energy expenditure under different environmental conditions and diets (Brody 1945; Kleiber 1961; Blaxter 1965). Direct calorimetry (heat production) and indirect calorimetry (oxygen consumption) are used in the case of the fasting animal to obtain the basal or standard metabolic rate. Minimum feeding rates that just maintain the animal without any growth define the maintenance requirement for a particular feed formulation. Under energetically demanding environmental conditions (e.g. extremes of temperature) the cost of maintenance can be high, amounting to half the active metabolic rate in some fishes. These respective energetic costs for fish were reviewed by Fry (1957) in regard to standard metabolic rates, and by Brown (1957) for maintenance feeding requirements.

Since feeding, even at the maintenance level, invokes activity two intermediate levels of metabolism are considered: 1) routine metabolic rate (R_{met}), that rate generated by spontaneous activity in otherwise unstimulated fish, and 2) feeding metabolic rate (F_{met}). Data for routine metabolic rates of sockeye are recorded in Brett (1964). Those for feeding metabolic rates have been drawn from a series of experiments in which the total daily oxygen consumption was recorded for yearling sockeye, on different planes of nutrition, above and below the maintenance level. (A small portion of this unpublished work was presented in Brett (1970).)

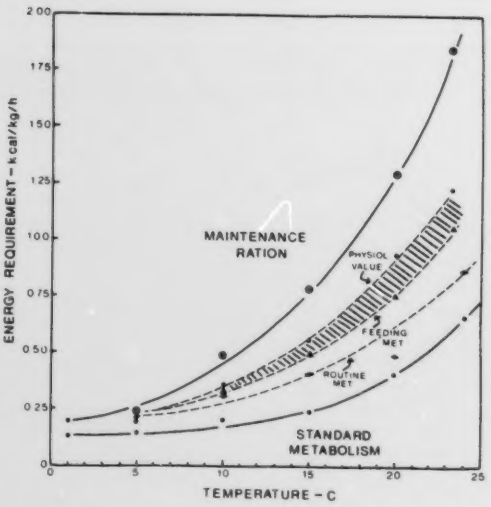


FIG. 1. Energy requirement of yearling sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) for standard metabolism and maintenance ration, over the tolerable range of temperature. The metabolic rate associated with feeding at the maintenance level (F_{met}) is shown together with the amount normally expended in spontaneous activity (routine metabolism). The net energy available from the maintenance ration is shown as the physiological value. The shaded area is unaccounted energy, probably attributable to an increasing inefficiency of food conversion, i.e. a reduced physiological value at higher temperatures.

The relation that each of these metabolic and feeding requirements bears to temperature is illustrated in Fig. 1. It can be seen that the energy of standard metabolism amounts to approximately two thirds of the maintenance requirement at 1 C, falling to one third at 23 C (Table 1). The two curves can be closely approximated by the equations:

$$\text{Log } (Y - 0.12) = -1.99 + 0.025X \ (S_{met}),*$$

and

$$\text{Log } Y = -0.77 + 0.044X \ (R_{metat}),$$

*Equation from Brett (1964) converted to read in kcal/kg per h.

TABLE 1. Energetic cost of metabolic rates and maintenance rations of yearling sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) (30 ± 18-g range) in relation to temperature. Equivalents applied: 1 mg O_2/h = 3.36 cal/h; ration of 1%/day = 0.50 kcal/h; physiological value = 0.72 of caloric content.

							Maint. ration		
	Standard met. rate		Routine met. rate[a]		Feeding met. rate		Amt.	Equiv.	Physiol. value
Temp. (C)	(mg O_2/kg per h)	(kcal/kg per h)	(mg O_2/kg per h)	(kcal/kg per h)	(mg O_2/kg per h)	(kcal/kg per h)	(% dry wt per day)	(kcal/kg per h)	(kcal/kg per h)
1	39[b]	0.131	—	—	—	—	0.40	0.20	0.144
5	41	0.138	69	0.232	73[c]	0.246	0.48	0.24	0.173
10	60	0.201	99	0.333	100	0.336	0.98	0.49	0.352
15	71	0.238	124	0.417	145	0.487	1.56	0.78	0.562
20	120	0.403	160	0.538	225	0.753	2.60	1.30	0.936
24	196	0.658	251	0.842	315[c]	1.06	3.7[d]	1.85	1.22

[a]Average value from Tables I and III in Brett (1964).
[b]Determined from equation in Brett (1964).
[c]Extrapolated value.
[d]Temp = 23.3 C.

where Y is rate of energy exchange (kilocalories per kilogram per hour) and X is temperature (C).

Because of the higher level of energy cost associated with high temperatures, the relative accuracy of the determination is technically greater at 23 C than 5 C. The greater slope of R_{maint} than S_{met} indicates an increasing cost of food processing with rising temperature. This is partly attributable to an increasing cost of F_{met}. While F_{met} accounts for 93% of R_{maint} at 5 C, the proportion is approximately 57% at 23 C. The unaccounted energy balance at all temperatures is most likely made up of energy-containing, nitrogeneous excretory products and discharged fecal losses. Normal nitrogenous wastes in the form of ammonia and urea would account for 14.5% of the protein consumed (Krueger et al. 1968), i.e. 14.5% of 62%,** which equals 9% of the total food energy. This leaves one third of R_{maint} above 15 C to be accounted for through feces and excessive nitrogenous excretion. The physiological value of the food does not account for all of this, as indicated in the shaded area of Fig. 1. This could be ascribed to SDA, the heat loss during digestion; however, proof is not available. Indeed, this is considered to be included in F_{met} as recorded. From the great inefficiency of food processing by this species at temperatures above 20 C (Brett et al. 1969), it is likely that the physiological value becomes progressively in error as temperature increases above the optimum for growth.

MAXIMUM LEVELS

The active metabolic rate of sockeye rises exponentially with increasing temperature up to 15 C where it levels off, decreasing slightly at higher temperatures (Fig. 2, Table 2). This sharp discontinuity in the curve appears to be the result of limiting oxygen in air-saturated fresh water, above 15 C (Brett 1964, and further discussed by Fry 1971). Whatever the reason it contrasts with the shape of the curve for maximum food intake (R_{max}) which rises in a concave sweep

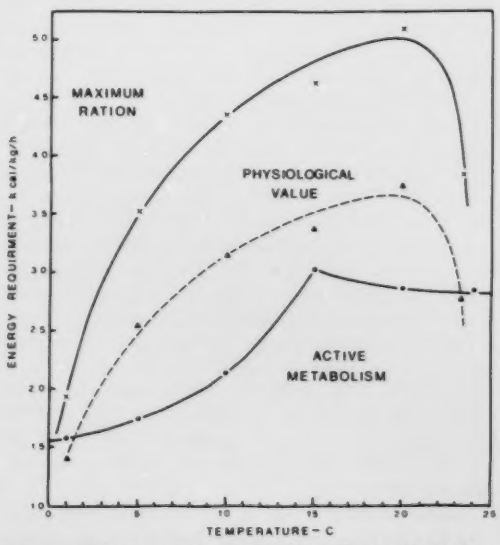


FIG. 2. Energy requirement of yearling sockeye for active metabolic rate compared with the energy intake of maximum ration, in relation to temperature. Physiological food values indicate net energy available.

**Protein energy = 62% of total in ration.

TABLE 2. Energetic cost of active metabolic rate and daily maximum food intake of yearling sockeye salmon in relation to temperature.

	Active met. rate		Maximum ration		
			Amt.	Equiv.	Physiol. value
Temp. (C)	(*mg O_2/kg per h*)	(*kcal/kg per h*)	(*% dry wt/ day*)	(*kcal/kg per h*)	(*kcal/kg per h*)
1	470[a]	1.58	3.0	1.92	1.38
5	514	1.74	5.5	3.52	2.53
10	627	2.11	6.8	4.35	3.13
15	895	3.01	7.2	4.61	3.32
20	852	2.86	8.1	5.18	3.73
24	848	2.85	6.0[b]	3.84	2.76

[a]Determined by extrapolation.
[b]Temp = 23.3 C; value very sensitive to temperature, with wide variance.

to 20 C and then inflects steeply downward as appetite and conversion efficiency fall off near the upper lethal temperature.

For this size of sockeye the physiological value of the food (R_{max}) still provides enough net energy to meet the full demand of active metabolism, except at the extreme limits of temperature tolerance (Fig. 2). However, as stated, with increasing size the intake falls such that larger fish (over 50 g at most) would not consume enough to meet the energy requirements of active metabolism. This presumes that fish forced to maintain such an unusually high metabolic rate would not compensate by significantly increased food intake over the maximum measured to date.

Energy Available

Scope for Activity

The metabolic scope for activity is shown in Fig. 3 in relation to the respective active and standard metabolic rates and the maximum sustained swimming speed. The effect of an increasing standard metabolic rate at high temperatures coupled with no increase in active metabolism results in a pronounced decline in scope above 15 C. This is reflected in a parallel decline in sustained swimming speed. The maximum continuous rate at which energy can be made available for locomotion is approximately 2.75 kcal/kg per h. For the mean length of the sockeye tested (18.8 cm) the speed attained was 77.4 cm/s or 4.12 lengths/s (Brett 1964).

Scope for Growth

A similar compilation of the feeding rate–growth relations is also presented in Fig. 3 for comparison within and between the two energetic systems. The similarity of shape between the growth scope and growth rate curves is apparent, supporting the derivation of growth scope from measures of R_{max}–R_{maint}. The maximum available energy for growth is estimated to be 2.9 kcal/kg per h at 15 C. The precipitous drop in scope above 20 C is reflected in a parallel decline in growth rate, despite a food intake of approximately 2.5 kcal/kg per h at 23 C.

It is apparent that the metabolic scope for activity could not be used to predict the growth rate × temperature relations with any degree of accuracy. As was suggested in the introduction a catabolic expression cannot be expected to apply directly to an anabolic process. In this sense "scope for activity" does have some limitations in regard to the type of activity considered. Hence "metabolic scope" has been used in Fig. 3 as a more appropriate term. More precisely it might be better to use "catabolic scope" and " anabolic scope"; however, this consideration is not meant to burden the concepts with additional terminology but rather to make a distinction which should lead to greater clarity of understanding.

It is concluded that a simple means for determining growth scope is afforded from ration measurements, and that the general scope for activity concept is supported in the fashion that Fry first elaborated in 1947.

If this is indeed true, then the application of a *limiting factor* (reduced food availability) to the scope for growth should predict the consequent pattern of growth in relation to temperature, a *controlling factor*. In Fig. 3 two hypothetical levels of restricted ration have been applied to the feeding rate, and the resulting scope for growth determined; this, in turn, is compared with the observed growth relations published by Brett et al. 1969. It is quite apparent that the

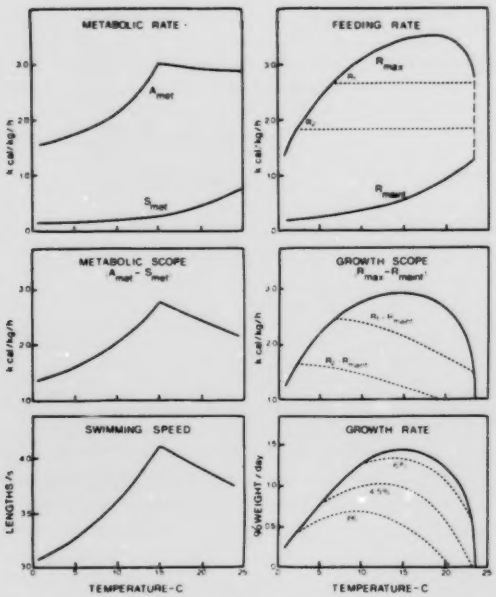


FIG. 3. Comparison of the metabolic and feeding rates used to derive the respective scopes for activity with their corresponding swimming and growth rates. Physiological values have been used for determining the net energy available from food.

Two hypothetical levels of restricted ration (R_1, R_2 — dotted lines) have been applied to the feeding rate. The growth scope is reduced in the manner indicated. For comparison, the observed growth rates of fingerling sockeye are shown in relation to various levels of restricted ration (Brett et al. 1969).

model does have predictive value, particularly in picking up the shift in optimum temperature for growth with decreasing ration (as a consequence of the temperature × ration interaction). This lends further support to the usefulness of the scope concept.

Acknowledgments

Over the years it has been my good fortune to have many stimulating discussions on environmental effects with Dr. F. E. J. Fry. Further associations of value have been with Dr C. E. Warren, and with Dr G. D. Stuffer during his Ph.D. studies (1973) at the University of Washington. These latter studies deal in part with some of the considerations above and should be acknowledged herewith.

BLAXTER, K. L. [ed]. 1965. Energy metabolism. Academic Press, Inc., New York, N.Y. 450 p.

BRAFIELD, A. E., AND D. J. SOLOMON. 1972. Oxy-calorific coefficients for animals respiring nitrogenous substrates. Comp. Biochem. Physiol. 43A: 837–841.

BRETT, J. R. 1964. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. J. Fish. Res. Board Can. 21: 1183–1226.

1970. Fish — the energy cost of living. p. 37–52. *In* W. J. McNeil [ed.] Marine aquiculture. Oregon State University Press, Corvallis, Oreg.

1973. Energy expenditure of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, during sustained performance. J. Fish. Res. Board Can. 30: 1799–1809.

BRETT, J. R., AND N. R. GLASS. 1973. Metabolic rates and critical swimming speeds of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in relation to size and temperature. J. Fish. Res. Board Can. 30: 379–387.

BRETT, J. R., J. E. SHELBOURN, AND C. T. SHOOP. 1969. Growth rate and body composition of fingerling sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in relation to temperature and ration size. J. Fish. Res. Board Can. 26: 2363–2394.

BRODY, S. 1945. Bioenergetics and growth. Reinhold, New York, N.Y. 1023 p.

BROWN, M. E. 1957. Experimental studies of growth. p. 361–400. *In* M. E. Brown [ed.] Physiology of fishes. Vol. 1. Academic Press, Inc., New York, N.Y.

FRY, F. E. J. 1947. Effects of the environment on animal activity. Univ. Toronto Stud. Biol. Ser., 55. Publ. Ont. Fish. Res. Lab. 68: 1–62.

1957. The aquatic respiration of fish. p. 1–63. *In* M. E. Brown [ed.] Physiology of fishes. Vol. 1. Academic Press, Inc., New York, N.Y.

1971. The effect of environmental factors on the physiology of fish. p. 1–98. *In* W. S. Hoar and D. J. Randall [ed.] Fish physiology. Academic Press, Inc., New York and London.

HALVER, J. E. [ed.] 1972. Fish nutrition. Academic Press, Inc., New York and London. 713 p.

HASKELL, D. C. 1959. Trout growth in hatcheries. N.Y. Fish Game J. 6: 204–237.

KLEIBER, M. 1961. The fire of life. An introduction to animal energetics. John Wiley and Sons, Inc., New York, N.Y. 454 p.

KRUEGER, H. M., J. B. SADDLER, G. A. CHAPMAN, I. J. TINSLEY, AND R. R. LOWRY. 1968. Bioenergetics, exercise, and fatty acids of fish. Am. Zool. 8: 119–129.

KUTTY, M. N. 1968. Respiratory quotients in goldfish and rainbow trout. J. Fish Res. Board Can. 25: 1689–1728.

1972. Respiratory quotient and ammonia excretion in *Tilapia mossambica*. Mar. Biol. 16: 126–133.

PALOHEIMO, J. E., AND L. M. DICKIE. 1966. Food and growth of fishes. III. Relations among food, body size and growth efficiency. J. Fish. Res. Board Can. 23: 1209–1248.

PHILLIPS, A. M. JR. 1969. Nutrition, digestion, and energy utilization. p. 351–432. *In* W. S. Hoar and D. J. Randall [ed.] Fish physiology. Vol. 1. Academic Press, Inc., New York and London.

PHILLIPS, A. M. JR., AND D. R. BROCKWAY. 1959. Dietary calories and the production of trout in hatcheries. Prog. Fish Cult. 21: 3–16.

STAUFFER, G. D. 1973. A growth model for salmonids reared in hatchery environments. Ph.D. Thesis. Univ. Washington, Seattle, Wash. 213 p.

WARREN, C. E. 1971. Biology and water pollution control. W. B. Saunders Co., Philadelphia, Pa. 434 p.

WARREN, C. E., AND G. E. DAVIS. 1967. Laboratory studies on the feeding, bioenergetics and growth of fishes, p. 175–214. *In* S. D. Gerking [ed.] The biological basis of freshwater fish production. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

WHITWORTH, W. R. 1968. Effects of diurnal fluctuations of dissolved oxygen on the growth of brook trout. J. Fish. Res. Board Can. 25: 579–584.

WINBERG, G. G. 1956. Rate of metabolism and food requirements of fishes. Belorussian State Univ., Minsk. 251 p. (Transl. from Russian by Fish. Res. Board Can. Transl. Ser. No. 194, 1967).

Predation, Yield, and Ecological Efficiency in Aquatic Food Chains[1]

L. M. DICKIE

Department of Oceanography, Dalhousie University, Halifax, N.S.

DICKIE, L. M. 1976. Predation, yield, and ecological efficiency in aquatic food chains. FRB Report No. 5: 17–20.

Given constancy of biomasses and sizes of predators and prey, the basic ecological equations are used to show that relative predation rates must increase rapidly as trophic level in aquatic food-chains drops towards primary production. The implications of this conclusion for exploitation at different food-chain levels is discussed.

DICKIE, L. M. 1976. Predation, yield, and ecological efficiency in aquatic food chains. FRB Report No. 5: 17–20.

Supposant que les biomasses et les tailles des prédateurs et des proies sont constantes, nous démontrons à l'aide d'équations écologiques fondamentales que les taux de prédation relatifs doivent augmenter rapidement à mesure que le niveau trophique baisse dans les chaines alimentaires aquatiques et se rapproche de la production primaire. Nous examinons les implications d'une telle conclusion sur l'exploitation de différents maillons de la chaîne alimentaire.

Accepted October 28, 1975

Accepté le 28 octobre 1975

ECOLOGICAL theory of production systems requires formulation which will permit experimental testing. This is a difficult requirement for any observational science. For aquatic biological systems the uncertainties of successive sampling in situations for which the scales of heterogeneity are so little known make it especially difficult. For this reason it is tempting to try to substitute for observation in time, observations of contrasting stable properties of predator–prey interactions, such as might exist at different levels of the trophic system. The general properties of "food-chains," may now be well enough understood to permit the framing of hypotheses of this type, which could be tested at the level of underlying mechanism. Such tests would be particularly valuable for increasing our confidence in the interpretation of the results of large-scale experiments represented by attempts to manage the exploitation of fisheries resources.

[1]This paper forms part of the proceedings of a Symposium convened at the Harkness Laboratory of Fisheries Research, Algonquin Park, Ontario, October 1974, in honor of Professor F. E. J. Fry, M.B.E., M.A., Ph.D., D.Sc., F.R.S.C.

Food-Chain Relations

Slobodkin (1972) pointed out that in measuring ecological efficiency we consider relations among three successive levels in a trophic energy flow system. That is, starting with an intermediate trophic level "n," we consider as well, its relations with a predator at a higher trophic level, $n + 1$, and with a prey at a lower level, $n - 1$. Using this terminology, we may define relations among production, biomass and yield, as follows:

$$P_n = K_n I_n$$

and

$$Y_{n+1} = F_{n+1} B_n$$

That is, production (P) of organisms at level n is some function of the efficiency of utilization (K) of their food intake (I), where their food intake $I_n = Y_n$, that is, it is the yield to them from their prey. However, the yield per unit time taken by a predator at trophic level $n + 1$ (Y_{n+1}) is some function (F) of the predation and of the average biomass (B_n) of the prey organisms. The fraction of biomass removed by predation (F_{n+1}) is the instantaneous rate of removal, measured over the interval for which P is measured. It therefore represents the probability of an organism at level n, dying from the action of its predators, and is proportional to some function of predator abundance, activity and grazing efficiency. That is, F_{n+1} is a property of the predator to which the yield accrues, and is identical with instantaneous fishing mortality as it is defined in the fisheries literature (Ricker 1975). We are thus looking at properties involving three successive trophic levels.

With these definitions we may write (Dickie 1972):

$$\frac{Y_{n+1}}{I_n} = F_{n+1} \times \frac{B_n}{P_n} \times K_n \qquad (1)$$

where Y_{n+1}/I_n is the ratio of food intakes at two successive trophic levels. That is, it is a measure of "ecological efficiency" as defined by Slobodkin (1960). From our considerations it is apparent that ecological efficiency can be explicitly defined in terms of three factors: the rate of predation (F_{n+1}), the turnover time or inverse of the specific rate of increase of the biomass ($P_n/B_n = \frac{dB_n}{dt} \times \frac{1}{B_n}$) and the gross production efficiency (K_n), which may be approximated in short-term experiments by the gross growth efficiency.

We may further note that at equilibrium the rate of production and the total rate of mortality (Z_n) of a stock must be the same. If we adopt the conventions of fisheries literature and define the nonpredatory mortality of organisms as M_n, the turnover rate or specific rate of production may be written as:

$$\frac{P_n}{B_n} = (F_{n+1} + M_n) = Z_n$$

These definitions permit us to write, in parallel with the definition of ecological efficiency, two further equations relating the production and biomass in two successive trophic levels:

$$\frac{P_n}{P_{n-1}} = \frac{K_n I_n}{K_{n-1} I_{n-1}} = K_n \times \frac{F_n}{Z_{n-1}} \qquad (2)$$

$$\frac{B_n}{B_{n-1}} = \frac{P_n}{P_{n-1}} \times \frac{Z_{n-1}}{Z_n} \qquad (3)$$

The advantages of writing the relations in this fashion are most readily appreciated by reference to equation (1). That is, ecological efficiency, growth efficiency, and turnover times have all been the subject of special experimental study in aquatic ecosystems. In this form, it appears that the data available may be used to provide information on the less well-known rates of predation (F_{n+1}).

In this particular instance, our principal interest is in the relative predation rates revealed by a comparison of successive trophic levels. Substituting equation (2) in equation (3), we obtain analogous with equation (1):

$$\frac{B_n}{B_{n-1}} = F_n \times \frac{B_n}{P_n} \times K_n$$

Substituting from (1) for the common term B_n/P_n yields the result:

$$\frac{B_n}{B_{n-1}} = \frac{F_n}{F_{n+1}} \times \frac{Y_{n+1}}{I_n} \qquad (4)$$

That is, the ratio of the biomasses of two successive trophic levels of a food chain appears to be same as the ecological efficiency, corrected by the ratio of the predation rates involved. In equation (4) the numerator of the relative predation term is the rate of predation by the "upper" of the two biomasses on the lower, while the denominator represents the rate of predation on the upper trophic level by its own predators.

Interpretations

The clarification of definitions allowed by equation (4) suggests some features of interest in interpreting observations in natural systems.

In the first place, the equation suggests that the ratio of the biomasses of successive trophic levels is independent of the relative average sizes of individuals at these levels, except as they may be reflected in the predation rates. This conclusion was also reached by Kerr (1974) who like Sheldon et al. (1972) based his arguments on similarities in the ratios of sized-related metabolic and growth rates. Kerr did not identify his other independent variables with ecological efficiency. The similarity of his results with that of equation (4) suggests, however, that ecological efficiency is itself a reflection of the ubiquitous metabolic-body size rule, which is emerging as a fundamental "Law of Biology."

Of more particular interest in our immediate discussion is the fact that Kerr's arguments led him to conclude that given a ratio of particle sizes of prey to predator of the order typical among fishes, the ratio of biomasses of predator to prey must be the order of 1:1.2. This is approximately the same as the ratio of biomasses found by Sheldon et al. 1972) to characterize the pelagic zone of the oceans. In terms of equation (4), such observational material on the biomass ratios of trophic levels, together with information on ecological efficiencies, gives us information on the more elusive but practically important relative predation rates.

Slobodkin (1960) appears to have first suggested that ecological efficiencies are probably of the order of 0.10. More recently, however, Steele (1974) has assembled persuasive evidence that in the 3-dimensional statistical–mechanical aquatic world, the more likely value is higher — of the order of 0.20. In the language of equation (4) we thus have the result that $0.8 = \frac{F_n}{F_{n+1}} \times .20.$ whence $F_n/F_{n+1} = 4$. That is, as one descends the natural food-chain towards primary production, the rate of predatory exploitation between trophic levels must increase about fourfold for each drop in trophic level.

It has been obvious to planktologists for many years that the degree of utilization of production in the lower food chains must be very high (cf. Platt et al. 1976). Relatively speaking, exploitation rates found among fishes are much lower. However, the suggestion afforded by Sheldon's result that there may be regularity among trophic levels, depending on relative level in the trophic hierarchy, is a surprising and interesting result. If verified, it suggests consequences of significance to both general ecology and fisheries.

In the first place we might reach the conclusion that for each step increase in trophic level in the food chains, we lose approximately 85% of production to decomposers or other "prudent predators" whose feeding does not increase the probability of mortality of the food-organisms (i.e. they were about to die from "other causes"). Conversely, it appears that in the sea a high proportion of substrate for decomposers must first appear in the form of the larger particle sizes.

A second important consequence concerns the effects of artifactual exploitations. With such large predation ratios, reductions of predator abundance, such as happen when an intense fishery sharply reduces the abundance of the large fish-eating sizes of a species, should give rise to a substantial increase in the biomass of the prey. If the top-predator (the fishery) can technologically graze and utilize this prey directly, it would appear that such food-chain shortening should result in substantial increases in the catch per unit effort by the top predator. Such effects may at least partly account for the spectacular growth of pelagic fisheries, such as for herring and capelin, where there have been large increases in the intensity of the traditional demersal fisheries for cod, one of their principal predators.

It is a third consequence, obvious from elementary consideration of size and production relations as well, that under the conditions stated here, a given *amount* of yield from a lower trophic level represents only about 15% of the mortality rate that it would represent at the level of its predator.

Deductions of this sort only make explicit what has tacitly been recognized for many years as the importance that the predator must play in the observed structure of marine food-chains. In the case of fisheries exploitation, however, the consequences they suggest for management of the food-chain structure are very great. One might conclude for example, that far greater emphasis than heretofore should be placed on studies of food-chain linkages and on the technology of capture, than on total fishing intensities and "maximum sustained yield" calculations. The possibility of such effects justifies a considerable effort to test the validity and applicability of the formulation to the interpretation of events in natural systems. Such tests may be possible through study of the logical compared with actual mechanisms operating at the level of individual physiological–behavioral predator–prey links of food-chains in association with productivity or biomass differences.

DICKIE, L. M. 1972. Food chains and fish production, p. 201–221. *In* Environmental conditions in the NW At-

lantic. Int. Comm. Northwest Atl. Fish., Spec. Publ. 8: 254 p.

KERR, S. R. 1974. Theory of size distribution in ecological communities. J. Fish. Res. Board Can. 31: 1859–1862.

PLATT, T., K. DENMAN, AND A. JASSBY. 1976. Modelling primary production. *In* J. H. Steele [ed.] The seas. Vol. 6. Wiley-Interscience Publishers, New York, N.Y. (In press)

RICKER, W. E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. Bull. Fish. Res. Board Can. 191: 382 p.

SHELDON, R. W., A. PRAKASH, AND W. H. SUTCLIFFE JR. 1972. A size distribution of particles in the ocean. Limnol. Oceanogr. 17: 327–340.

SLOBODKIN, L. B. 1960. Ecological energy relationships at the population level. Am. Nat. 94: 213–236.

1972. On the inconstancy of ecological efficiency and the form of ecological theories. Trans. Com. Acad. Arts Sci. 44: 293–305.

STEELE, J. H. 1974. The structure of marine ecosystems. Harvard University Press, Cambridge, Mass. 128 p.

Selective Breeding and Hybridization in Fisheries Management[1,2]

PETER IHSSEN

Fish and Wildlife Research Branch, Ontario Ministry of Natural Resources, Maple, Ont.

IHSSEN, P. 1976. Selective breeding and hybridization in fisheries management. FRB Report No. 5: 20–25.

Selective breeding of fish using quantitative genetic techniques is discussed. Fish offer advantages over other livestock for selective breeding procedures because of their relatively high reproductive potential and low reproductive barriers.

Maintaining fish stocks in artificial environments can cause undesirable genetic changes such as loss in heterozygosity due to inbreeding and loss in fitness. Methods to minimize inbreeding are given. The study of cross breeds of inbred lines, and hybrids among strains or even species, to produce high levels of heterozygosity and heterosis or hybrid vigor is suggested.

IHSSEN, P. 1976. Selective breeding and hybridization in fisheries management. FRB Report No. 5: 20–25.

Nous discutons de croisements sélectifs effectués chez les poissons selon des méthodes génétiques quantitatives. Sous ce rapport, les poissons ont sur les autres animaux d'élevage l'avantage de posséder un potentiel reproducteur relativement élevé et de faibles barrières à la reproduction.

Le maintien de stocks de poissons dans des habitats artificiels peut causer des changements génétiques indésirables, tels que perte d'hétérozygosité résultant de croisements consanguins et perte de santé. Nous indiquons des moyens de minimiser la consanguinité. Nous suggérons qu'on étudie les croisements entre eux de lignées consanguines et d'hybrides au sein de lignées et même d'espèces, afin de créer des niveaux élevés d'hétérozygosité et d'hétérosité ou vigueur des hybrides.

Accepted October 28, 1975 Accepté le 28 octobre 1975

[1]This paper forms part of the proceedings of a Symposium convened at the Harkness Laboratory of Fisheries Research, Algonquin Park, Ontario, October 1974, in honor of Professor F. E. J. Fry, M.B.E., M.A., Ph.D., D.Sc., F.R.S.C.

[2]Contribution No. 75-15 of the Fish and Wildlife Research Branch, Ontario Ministry of Natural Resources, Maple, Ont.

FISHERIES scientists have recently shown renewed interest in applying those quantitative genetic principles to aquaculture, including mariculture and pond culture, which have been used successfully in agriculture. Although commercial fish farmers and government hatchery biologists and managers have been selectively breeding their stocks for decades, methods of animal breeding based on the latest findings in quantitative and population genetics have been used only rarely. Recently, however, principally in Russia, Norway, Israel, Germany, and the USA, fisheries genetics programs have been initiated based on modern methods of animal breeding. Characters such as growth rate, resistance to certain diseases, morphological features, and temperature tolerance have been studied and in some cases manipulated by selective breeding and hybridization. In Ontario a cross between the lake trout (*Salvelinus namaycush*) and the brook trout (*Salvelinus fontinalis*) called the splake has been selectively bred for a number of years. This program received its initial stimulus from Dr Fry.

In order to discuss some aspects of selective breeding procedure, it may be helpful to develop a few basic concepts.

The phenotypic value of an individual P, can be expressed as the sum of the genotypic value G, and the environmental deviation E, i.e. $P = G + E$. So far in this symposium, the emphasis has been on the effect of the environment on the phenotype keeping the genotype constant. In selective breeding, the phenotype is manipulated by varying the genotype, usually keeping the environment constant. The variance of P, called the phenotypic variance, V_P, is equal to the sum of the genotypic variance V_G, and the environmental variance V_E, ignoring genotypic environmental correlation and interaction. It should be pointed out, however, that for fitness characters such as growth rate and survival, genotypic environmental interactions over a broad range of environments, such as hatchery and native, for example, have sometimes been found to be quite large. The genotypic variance can be expressed as the sum of components due to additive effects of the alleles, called the additive genetic variance, interaction among alleles at the same locus (dominance effects), and interaction among alleles at different loci (epistatic effects). Only the additive genotypic variance can be directly exploited by standard selective breeding techniques since the true breeding value of an individual is partially hidden by these dominance and epistasis interactions. The additive genotypic variance can be estimated from data on half sibs, full sibs, parents and their offspring, and inbred lines. The ratio of the additive genotypic variance V_A to the total phenotypic variance is called the heritability h^2, i.e. $h^2 = V_A/V_P$. Examples of estimates of heritabilities for fish are given below.

Species	Character	h^2
Splake hybrid	Early survival	0.76 (Ayles 1974)
" "	High temp resistance	0.38 (Ihssen 1973)
" "	Swimbladder gas retention	0.20 (Butler 1968)
Atlantic salmon	Resistance to vibrio disease	0.10 (Gjedrem and Aulstad 1974)
" "	Growth	0.60 (Lindroth 1972)
Carp	Weight of fingerlings	0.10–0.20 (Kirpichnikov 1966)

The importance of estimating V_A and hence h^2 lies in that the response to selection per generation, R, is proportional to the heritability i.e. $R = Sh^2$. S, the constant of proportionality, is equal to the selection differential as measured by the difference between the phenotypic means of the individuals selected and the whole population. The response to selection is usually expressed in terms of the selection intensity i, which is defined as S/σ_P, where σ_P is the phenotypic standard deviation. Thus $R = i\,\sigma_P h^2$ (Falconer 1967). For example, for swimbladder gas retention in splake $i \cong 1.3$, $\sigma_P \cong 4$ cm Hg, and $h^2 \cong 0.20$ (for explanation of units and experimental techniques of selection see Tait 1970). Hence $R \cong 1.0$ cm Hg per generation. After two generations of selection the actual gain was about 1.8 cm Hg compared to the expected gain of 2.0 cm Hg. In principle, one cannot predict the response to selection for more than one generation, because V_G and hence h^2 are altered after each selection. However, in practice it has been found that h^2 remains constant for several generations.

Many species of fish, including the salmonids, offer advantages over other livestock that have been selectively bred. Because of low reproductive barriers and ease of artificial cross-fertilization, interracial, interspecific, and even intergeneric hybrids have been produced. Hybridization makes it possible to combine several desirable characters in one strain or hybrid and to exploit hybrid vigor as has been done in agriculture (for a discussion of hybridization in fish see Butler 1968). The splake hybrid, in which desirable brook trout and lake trout characteristics are

combined, is an example of the foregoing. Also, because of the relatively high reproductive potential of most species of fish (compared to other livestock) the selection intensities can be very high, producing large selection responses per generation. For many commercially important species of fish, fertilization can be controlled to the extent of one's being able to produce complete diallel crosses, a technique in which n males and m females are crossed in all possible ways by separating the ova from each female into lots and fertilizing each lot with sperm from one of the n males. This experimental design, usually only possible for plants, is very efficient in estimating genotypic variance components, as well as parental effects.

Fisheries management programs, especially those that involve rearing fish in an artificial environment for at least part of their life cycle, can cause undesirable genetic changes. For example, some stocks of cultivated carp, in comparison to wild carp, have poor blood properties and lowered overall viability; and some domesticated trout strains have a shorter lifespan than the wild strain from which they were derived. Such genetic changes have to be considered not only for programs concerned with enhancing natural populations but also for strictly aquacultural programs where the maintenance of a special stock, produced by selective breeding or hybridization for example, is desired without further genetic change.

Natural populations have been shown to be immensely variable genetically (for a review see Lewontin 1974). For example, the average heterozygosity per locus for *Drosophila pseudoobscura* has been estimated to be about 35%. The question of how such a high level of genetic variability is maintained in a natural population has led to much debate and even heated controversy. It has been argued that balancing selection in which the heterozygote is of higher fitness than either homozygote can maintain high levels of heterozygosity. Hence, the mean fitness of the population depends on the level of heterozygosity. This view is supported by experiments that measure inbreeding depression, in which a loss in fitness correlated with a loss in heterozygosity is observed. However, I should point out that it has also been demonstrated (Crow and Kimura 1970) that the amount of heterozygosity observed within natural populations cannot be accounted for by balancing selection alone.

From a practical point of view, concern is with the change of the genetic makeup of fish populations due to management practices. For example, selective breeding programs in general have shown that increasing the heterozygosity of a stock is generally beneficial, whereas inbreeding with the consequent reduction in heterozygosity is generally harmful.

The main feature of fish culture techniques, especially for salmonids, is that under the protected environment of artificial rearing facilities, survival, primarily of early life stages, increases dramatically. In fact, natural selection is practically completely suspended with survival of over 90% not uncommon as compared to more than 90% mortality under natural conditions for the same period of the life cycle. This reduction in natural selection pressure can substantially decrease the level of heterozygosity for loci associated with survival in the natural environment. The following simple example illustrates this effect for one locus with two alleles A,a and relative fitnesses

$$\begin{array}{ccc} AA & Aa & aa \\ 1 - S_1 & 1 & 1 - S_2, \quad 1 > S_2 > S_1 > 0 \end{array}$$

where S_1 and S_2 are the coefficients of selection and the deleterious allele, a, is kept in the population by balancing selection. Then at equilibrium the amount of heterozygosity is given by

$$H = \frac{2S_1S_2}{(S_1 + S_2)^2}$$

and the average fitness advantage of the heterozygote by $\frac{S_1 + S_2}{2}$. If S_1 goes to zero so that the advantage of the heterozygote diminishes, and S_2 remains finite, H goes to zero. The debt in fitness accumulated by a stock in this way in a soft environment may well have to be paid back if it is returned to a more competitive environment.

Artificially propagated fish are usually the progeny of far fewer parents than wild fish are. The very efficiency of culture techniques allows one to maintain a relatively small brood stock compared to the number of offspring. The breeders themselves are sometimes derived from even fewer individuals representing a very small subsample of the natural population. Hence the genetic base of the population is very narrow especially if one also considers that the subsample of the native population was probably very far from random. Sex products of individual wild fish are usually collected in one geographical location at a specific time in the spawning migration or aggregation. This practice leads to a biased subsample of the gene pool of the native population since fish stocks are composed of temporal as well as spatially adapted subpopulations.

The proportion of heterozygotes remaining after t generations in a population of effective number N_i at generation i is

$$\prod_{i=0}^{t-1}\left(1-\frac{1}{2N_i}\right) \quad \text{(Crow and Kimura 1970)}$$

The effective number N_i is equal to the actual number of breeders if mating is random; equal numbers of males and females are used; the population is neither increasing nor decreasing; and the distribution of the number of progeny per mating is binomial.

If unequal numbers of males and females are used, as is usually the case for fish culture operations where fewer males than females are used, the effective number N_e is smaller than the actual, producing more rapid inbreeding. $N_e = \frac{4N_fN_m}{N_m+N_f}$ where N_m and N_f are the number of males and females, respectively.

The effective number as a function of the variation in family size is given by

$$N_e = \frac{N_{t-1}\bar{K}-2}{\frac{V_K}{\bar{K}}+\bar{K}-1} \quad \text{(Crow and Kimura 1970)}$$

where $\bar{K}$, V_K are the mean and variance in family size and N_{t-1} is the actual number at generation $t-1$. $N_e = N_{t-1}$ if the variation in family size is binomial. The variation in family size is larger than the binomial variance if for example a significant proportion of matings produces few or no progeny. This can occur if artificial fertilization is practiced since it is difficult in some species to pick females at their proper maturity. The equation also implies that the effective number cannot be increased by simply expanding the population size. Such a situation arises in hatchery production where large numbers of breeders are sometimes produced from a few parents. Suppose a hatchery population is derived from 2 males and 10 females chosen randomly from a large non-inbred population; and a brood stock of 300 females and 100 males is produced from these fish and maintained at this level for five further generations. The initial effective breeding population size is only 6.7 due to the disproportionate number of males and females. Hence the loss in heterozygosity in the first generation is about 7%. Assuming that the distribution in family size is binomial $N_t \cong N_{t-1}$ after the first generation and the loss in heterozygosity remains at about 7% per generation. After five subsequent generations the loss in heterozygosity is about 35%. Alternatively if the population had been started with 20 males and 20 females the loss in heterozygosity after five generations would have been only about 7%. Hence it is seen that most of the inbreeding can be avoided by starting with a larger base population.

Figure 1 shows the amount of inbreeding for several combinations of numbers of males and females assuming a binomial distribution in family size and keeping the size of the breeding population constant. It can be seen from the figure that the amount of inbreeding is primarily determined by the number of breeders of the minority sex. If full sibs are identified, as is the case for most selective breeding programs, the variation in family size can be reduced to zero by choosing the same number of breeders from each family for the next generation. In this case the effective population size is approximately doubled reducing the amount of inbreeding correspondingly. Figure 1 gives an example of this situation for various numbers of males and 50 females.

A more detailed description of the changing genetic makeup of a finite population is given by the distribution function of gene frequencies at different loci, viewing the change in gene frequency with time as a stochastic process. The change in gene frequencies solely due to the finite size of the population, quite apart from natural selection, caused by the random sampling of gametes (called random genetic drift) is being

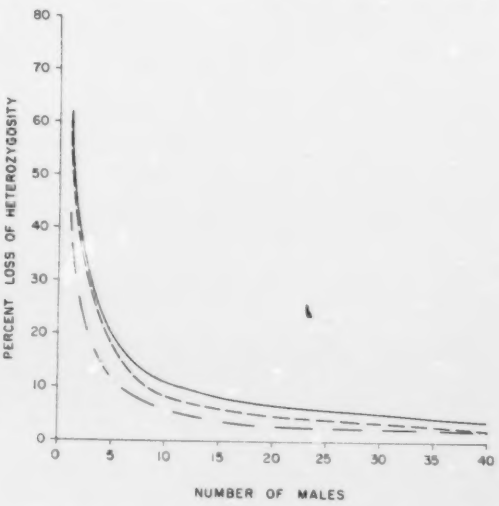


FIG. 1. Percent loss of heterozygosity after eight generations as a function of males and females. —— 50 females; – – – – – infinite number of females; –·–·–·– 50 females and variation in family size equal to zero.

considered, ignoring mutations and migration processes which can reintroduce genetic variability. The gene frequencies initially drift towards intermediate values until the distribution becomes approximately uniform. An increasing number of loci become fixed for a certain allele and eventually all loci become fixed. When a locus becomes fixed for one allele the other allele (or alleles) are lost from the population. The rate of fixation depends on the size of the population. For example, starting from a completely heterozygous population, i.e. every locus heterozygous, of effective size N, after 2N generations approximately 50% of the loci have become fixed.

Under the combined effects of mutation, selection, migration, and random drift the gene frequencies reach equilibria. The distribution in gene frequencies can be divided into three categories according to the size of the population (Fig. 2) (Wright 1932). These distributions can be viewed either as the frequency of a single allele at one locus among small breeding subgroups within the population or the frequency of alleles at different loci within one breeding group. With respect to mutations and migration, "small" (Fig. 2C) means $4N\mu < 1$ or $4Nm < 1$ where μ is the mutation rate, m the migration rate, and N the effective population size. 4Nm may not be small if the migrants make up a significant proportion of the population. Since natural mutation rates are usually of the order of 10^{-5}, mutations have a significant effect on the distribution for fairly large populations only. In a small population the gene frequency distribution is due to random processes and most genes are eventually either fixed or lost producing nonadaptive genotypes, because random deviation rather than selection determines the distribution. Also, the level of heterozygosity is smallest for the small population. The frequency of heterozygotes for a population in Hardy-Weinberg equilibrium for one locus is $2q\ (1 - q)$ where q is the frequency of the deleterious allele, which is maximum when $q = \frac{1}{2}$. For a small population, most frequencies are closer to zero or one (Fig. 2C) resulting in fewer heterozygotes. Fish populations managed intensively are usually of the small type and perhaps occasionally of the intermediate type.

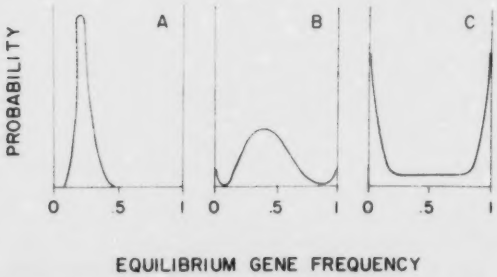


FIG. 2. Equilibrium gene frequency distributions for a large population A, one of intermediate size B, and a small population C (adapted from Wright 1932).

To maintain a fairly high level of heterozygosity and fitness in a stock the above discussion suggests several techniques. Besides preventing inbreeding as much as possible, mainly by starting and maintaining a large effective population size, further genetic variability can be introduced by crossbreeding and hybridization. In crop and livestock breeding the improved performance due to heterosis or hybrid vigor from crossbreeds and hybrids has been at least as important as the improved performance obtained by selective breeding. Crosses between inbred lines have been used to obtain vigorous hybrids in agriculture. Hybrid vigor is thought to be due to the heterozygosity at many loci for such hybrids. For some species of fish, such as rainbow trout, many breeds are available which could be hybridized and assessed for hybrid vigor. Also, wild races that are genetically isolated may be utilized in this way. However, inbred lines are not generally available for fish, and their production is slow because of relatively long generation times for most commercially important species. However, a short cut has been researched, namely diploid gynogenesis, in which eggs are fertilized with genetically inert spermatozoa. The zygotes are given a physical shock shortly after fertilization which doubles the number of maternal chromosomes, producing a normal diploid (Purdom 1970). Dr Fry has been interested in using high pressure as the physical shock to cause the doubling of the chromosomes. The offspring from fish produced in this way are highly inbred, and crosses between such breeds should show considerable hybrid vigor.

AYLES, G. B. 1974. Relative importance of additive genetic and maternal sources of variation in early survival of young splake hybrids (*Salvelinus fontinalis* × *S. namaycush*) J. Fish. Res. Board Can. 31: 1499–1502.

BUTLER, L. 1968. The potential use of selective breeding in the face of changing environment. p. 54–72. *In* K. H. Loftus [ed.] A Symposium on Introduction of Exotic Species. Ont. Dep. Lands For., Res. Rep. 82: 111 p.

CROW, F., AND M. KIMURA. 1970. An introduction to population genetics theory. Harper and Row, New York, N.Y. 591 p.

FALCONER, D. S. 1967. Introduction to quantitative genetics. Ronald Press, New York, N.Y. 365 p.

GJEDREM, T., AND D. AULSTAD. 1974. Selection experiments with Salmon 1. Differences in resistance to vibrio disease of salmon parr (*Salmo salar*). Aquaculture 3: 51–59.

IHSSEN, P. 1973. Inheritance of thermal resistance in hybrids of *Salvelinus fontinalis* and *S. namaycush*. J. Fish. Res. Board Can. 30: 401–408.

KIRPICHNIKOV, V. S. 1966. Effectiveness of mass and individual selection in fish breeding. Sov. Genet. 4: 11–17.

LEWONTIN, R. C. 1974. The genetic basis of evolutionary change. Columbia University Press, New York, N.Y. 346 p.

LINDROTH, A. 1972. Heritability estimates of growth in fish. Aquilo Ser. Zool. 13: 77–80.

PURDOM, C. E. 1970. Gynogenesis — a rapid method for producing inbred lines of fish. Fish. News Int. 9: 29–32.

TAIT, J. S. 1970. A method of selecting trout hybrids (*Salvelinus fontinalis* × *S. namaycush*) for ability to retain swim-bladder gas. J. Fish. Res. Board Can. 27: 39–45.

WRIGHT, S. 1932. The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution. Proc. VI Int. Congr. Genet. 1: 356–366.

A New Approach to Fisheries Management and F. E. J. Fry's Role in Its Development[1]

K. H. LOFTUS

Ministry of Natural Resources, Sport Fisheries Branch, Toronto, Ont.

LOFTUS, K. H. 1976. A new approach to fisheries management and F. E. J. Fry's role in its development. FRB Report No. 5: 25–29.

Fisheries management has undergone a complex and tortuous process of development. From its initial stages as a largely intuitive activity, gradual incorporation of a biological basis has greatly strengthened its effectiveness. At present, there is considerable promise that a coherent, scientifically sound body of management science will soon emerge. The influence of F. E. J. Fry is inextricably associated with these developments.

LOFTUS, K. H. 1976. A new approach to fisheries management and F. E. J. Fry's role in its development. FRB Report No. 5: 25–29.

La gestion des pêches s'est développée selon un processus complexe et tortueux. En grande partie intuitive dans ses phases initiales, elle a vu son efficacité grandement renforcée par l'incorporation graduelle d'un fondement biologique. On a présentement le ferme espoir qu'une science de gestion saine est sur le point d'émerger. L'influence de F. E. J. Fry est étroitement liée à ces développements.

Accepted October 28, 1975

Accepté le 28 octobre 1975

Some History

In the 1920s and 1930s the University of Toronto was the locus of interactions of a number of professors and graduate students who subsequently exerted a pronounced influence on Canadian fisheries science for a number of decades — perhaps as many as five. The current survivors are not an introspective lot: they are still far more interested in facing today's issues than in spending much time analyzing what it was about those earlier years that proved to be so stimulating. Apparently there was no single simple cause. Clearly there was no widely recognized scientific master who programmed them all to be his disciples: F. E. J. Fry has suggested that B. A. Bensley exerted a strong stimulus by setting up the Ontario Fisheries Research Laboratory and

[1]This paper forms part of the proceedings of a Symposium convened at the Harkness Laboratory of Fisheries Research, Algonquin Park, Ontario, October 1974, in honor of Professor F. E. J. Fry, M.B.E., M.A., Ph.D., D.Sc., F.R.S.C.

that W. J. K. Harkness's genius was to help young people to get started on interesting problems and then to arrange as much support and freedom as necessary (see also Dymond 1964). In retrospect these have clearly also been prominent aspects of Fry's genius during more recent decades.

Referring again to the Toronto generation of the 1920s and 1930s, half a dozen or more can be listed as each having excelled in a number of rather disparate aspects of fisheries science, aquatic biology, and management. Though generally in touch with each other, each apparently valued his independence to the point where they never organized attempts to interrelate their interests and inferences formally and explicitly. They were like pioneers strung out along a wide frontier. Of course there were numerous others besides Toronto graduates exploring the frontier — the point here is not to hail Toronto but to seek to understand events half a century ago and since.

The question of whether his scientific research was "pure" or "applied" never has had much meaning for Fry. It is far more important that he have as much freedom from administrative constraints as possible. His work on practical problems has included: the technique of "alternate closure of lakes to fishing to maintain attractively high rates of angler success" (Harkness and Fry 1942); the selectivity of gillnets (see Hamley 1975 for a comprehensive review); population estimates, in particular the approach of "virtual population" or "cohort analysis" that currently predominates in North Atlantic fisheries management (Fry 1949; Paloheimo 1961); the effect of annual temperature differences on reproductive success (see Christie and Regier 1973 for a review); the effect of thermal loading on inshore lake fish populations (Hurley 1975); as well as other initiatives treated by other authors in these symposium proceedings.

For the purposes of this paper another contribution is of particular interest. Many data on Ontario's fish and fisheries date from before the 1930s. For example, the catches of important species in various districts of the Great Lakes are available for the period since the Canadian confederation, 1867, and in some areas for several years preceding 1867. Also, a number of lakes and streams were surveyed, occasionally in some depth, in the first third of our century (Fry and Legendre 1963). The taxonomists of course gradually developed maps of species distribution (Scott and Crossman 1973). In the mid-1930s the data series on Algonquin Park lakes, particularly on Lake Opeongo was initiated (Radforth 1944). In the late 1940s the South Bay–Lake Huron data series was begun, and in the 1950s the Lake Ontario and Lake Erie series. Meanwhile in 1948 the collection, analysis, and banking of detailed catch records of Ontario's commercial fishermen was begun. Other series have been initiated since then and may not owe as much to Fry's direct stimulus as these others. These various data series contain highly valuable data in part because the variables that were selected for monitoring have turned out to have large information content. But it is true that most of the data have as yet been analyzed to only a very incomplete degree. To expedite further analysis is in fact one of the purposes of our recent initiative — the Ontario Fisheries Information System. But more of that later.

Though there can be no question that Fry's motivations to do fisheries research are to a large extent humanistic, that is clearly not his only basis for determining precisely which problems will receive his attention. He is perhaps equally motivated towards recognition and definition of principles and mechanisms of fish autecology, as well as towards refinement of the methods of ecological science. Perhaps it was this combination that led to his unique leadership role and direct productivity.

So What Went Wrong?

Since about 1960 Ontario's fisheries, particularly commercial fisheries, have been in crisis after crisis, each one more daunting than the last. One is tempted to suggest that there is little positive relation between the degree of scientific insight or the mass of data and the "amount of science" actually available to management. Some of the reasons lie outside the field of fisheries science per se — Regier and McCracken (1975) have argued that no ecological science however complete can have any definitive role in a management regime of the "common property–open access–willing consent type." Gradually this realization has grown and there is now sufficient recognition of it by politicians, civil servants, scientists, and fishermen to permit introduction of more workable approaches which have already ben tested here and there locally.

This kind of fundamental change in policy direction provides a great new opportunity for transfer of science into new management approaches and regulatory protocols. It is not enough now that researchers are very busy keeping up with new developments in narrowly circumscribed fields, as well as conducting and publishing their own work. Nor does it suffice that management people apply the science that they

learned 5, 10, or 20 yr ago as students. And we now have no confidence that some individual worker will be able to "hang it all together" informally and give the necessary and sufficient advice. Clearly researchers and managers must collaborate to bring together relevant insights and information, consolidate and publish it, communicate it to the public, and apply it in practice. To continue to close our eyes to this problem, or to bicker among ourselves about whose special responsibility it may be, will contribute to the further erosion of resources whose stewardship is our responsibility. And of course our credibility as professionals and individuals may disintegrate.

Recent Ontario Fisheries Management

Managers have been, and are, managing fisheries with varying degrees of success. Many agencies are currently reexamining their approaches to management, having become disenchanted with former and traditional methods and philosophies. Any new approach to fisheries management undertaken in this decade will inevitably, and fortunately, reflect aspects of the Fry paradigm. In Ontario, we are developing a new "approach to fisheries management." The details are currently being researched and debated by a federal–provincial working group on strategic planning for Ontario fisheries.

During the decades up to and including the 50s, research people were concentrating, for the most part, on learning about and documenting the natural history of the more important fish species. Physiological ecology — how the animals work internally, and how the aquatic environment might limit animal numbers and distributions — had its beginning. Research people also began work on population dynamics at about this time. The results of this research have now been so well integrated in our science that their origin is seldom recognized. None of these basic components of our science are yet complete, though the necessary continued work on them no longer creates much excitement.

Fisheries management, during this period, consisted essentially of two unwedded operations: law enforcement and fish culture, both of which were founded primarily on the conviction that motherhood was a good thing. Management-oriented biologists began to appear in the late 40s and 50s and promptly made themselves unwelcome by questioning the biological basis for many of the laws, and by questioning the value of planting fish. Much of the new management biologists' energy was dissipated in that they had to defend against ad hominem attacks, both from inside and outside government, that questioned their motives, intelligence, sanity, etc. Nevertheless, they did manage to establish and to maintain a "bridgehead," and to bring some improvements to both the hatchery and legislative programs. They also adapted the lake or stream survey as a useful means of checking on complaints of poor fishing locally. While, in retrospect, it is easy to suggest that these surveys were poorly done, poorly documented, and seldom provided a sufficient basis for diagnosing a lake problem, nevertheless, they did contribute to the emergence of public confidence in management, and they did establish some excellent "point-in-time" reference data, for which we continue to be thankful.

In general, work was concentrated upon single species. Waters were considered unique, that is, no two water bodies could be taken as replicates for practical purposes. The overall supply of fish appeared to exceed the demand. After early intensive work in the period 1880–1900, biologists had apparently lost their awareness of water quality degradation and of its impact on fish. This was the fertile ground upon which "liberalization" flourished in Ontario. So much for the 40s and 50s.

The 1960 decade was a difficult one for fisheries people. D.D.T. and various other substances found a new and important place in the fisheries literature, not just as a contaminant in fish, but as contaminants throughout the aquatic ecosystem, and more importantly perhaps, as examples of what might be the impact of other exotic chemicals. Also in the 60s, water quality degradation rapidly became extreme in larger areas adjacent to major cities and industries and we became fully aware of its impact on the traditionally important species. Limnological literature relating to water quality and productivity blossomed. Physiologists concentrated their work on lethal and sublethal levels of contaminants and on the effects of the components of nutrient loading on fish. Parts of water such as Lake Erie had become anaerobic yet the overall productive capacity seemed unchanged. Species dominance was changing, not just in over-rich Lake Erie, but in "unpolluted" Lake Ontario and in lakes Huron and Michigan. We began to recognize secondary and long-term effects resulting from the invasion of fish communities by species such as the sea lamprey, smelt, and alewife. Suspicions of overexploitation again grew and with the reexamination of the vital statistics of catches the significance of the "fishing-up" process emerged more clearly. The literature was stimulating and warm debates arose among research people, but

it was a very confusing and frustrating literature for the managers who could discern no clear alternative to continuing to operate as they had in the past, only to do it better.

Supplies of premium fish stocks declined. Demands for fishing opportunities increased. A new initiative for management was clearly necessary, but just as clearly was not available.

A New Initiative

The confusion of the 60s, though stimulating, was in the end as bothersome to the research people as it was to the managers. There emerged in the late 60s and early 70s a sense of urgency to consolidate and synthesize the available knowledge in order to find, if possible, a fresh perspective for developing new approaches for both research and management. The Symposium on Salmonid Communities in Oligotrophic Lakes (SCOL) conceived in the late 60s and held in 1971 (Loftus and Regier 1972) was an important learning experience. To the extent that a 1968 Fisheries Research Board grant on aquatic community and ecosystem ecology to a group of University of Toronto biologists was an important precursor and supporter of the SCOL symposium, F. E. J. Fry's special contribution may be noted. He was the first among the Toronto group to support a proposal to apply for FRB support on that topic.

A number of generalities emerged from the SCOL exercise, among them the following.

1) Three categories or groupings of man-induced stresses on fish populations have particularly marked effects: exploitation; artificially induced and accelerated enrichment; and species introductions, intentional or otherwise. Shoreline modifications, poisons, siltation, and contaminants are usually of secondary importance from the viewpoint of impact on the ecological system.

2) Each of the major stresses appears to drive salmonid populations in the same direction, i.e. towards collapse, if the extent of stress is allowed to increase and increase. It usually has been. In combination, two or more of the stresses appear to be, at least, additive, and more likely synergistic.

3) The response of the fish community of species to severe stress may not be fully expressed for decades — in fact that response may be continued instability of populations the details of which appear to be unpredictable. Regier (1973) has tentatively identified a "general adaptation syndrome" to major stress which involves a shift in the direction of smaller pelagic species and forms, which have low self-regulatory capability, and thus fluctuate erratically. This syndrome is defined at the community level of organization.

4) The symptoms of response by fish to stress are probably sequential and typical: i.e. increased growth rate, increased fecundity, modified year-class structure in the population, increasing fluctuation in year-class strength, increasing failure of recruitment, etc. This might be termed a general adaptation syndrome at the population level.

5) The response to stress may not necessarily appear first in the top predator of the community. If this is so, then one must monitor the community, not just one species, in order to detect the earliest responses to stress.

6) Salmonid communities, and/or oligotrophic lakes appeared amenable to treatment as a "set." It therefore seems unnecessary that we continue to be boggled by the former preconception that each lake and each fish community is a fundamentally different entity. If one set can be recognized as useful in a management and research sense, surely other sets can be similarly recognized.

7) The most useful "case histories" in the SCOL synthesis were those with data series of longest term. In the absence of definition of critical stress levels, "trend-through-time" data were essential for understanding the sequence of events.

Other tentative inferences could be listed but those above are perhaps adequate for our purpose here. These and others ought to be carefully tested, and can be, using existing data from other waters.

The federal–provincial strategic plan for Ontario fisheries is not yet fully developed, but it seems clear that a more comprehensive Ontario Fisheries Information System (OFIS), with rapidly and fully accessible data stores, will be essential for the effective implementation of the strategic proposals, as well as for testing and transferring into practice the above ideas.

OFIS

The main priority of OFIS will be trend-through-time data. More traditional point-in-time survey data will of course also be incorporated. A library of maps, as detailed as is practicable, is an essential component. The primary variables to be monitored concern fish harvests, fish habitat, fish community, and resource users. For each class a series of more specific variables is being defined.

In Ontario it is clear that we cannot hope for the financial and/or staff support required to

gather data frequently on all our waters which number in the hundreds of thousands. We will concentrate on major and representative waters across the province. Representative waters are being designated on the basis of trophic status and/or fish community, and by recognized gross stress level. Major waters include the Great Lakes, Simcoe, Nipigon, Nipissing, Lake of the Woods. Perhaps two or three sets of type lakes each consisting of perhaps six lakes, in each of eight administrative regions, will be selected. The traditional survey approach which provides "point-in-time" data, an important component of our ongoing management effort, will be much more amenable to interpretation when they can be compared to "trend-through-time" data series available for similar waters within the same region.

The foregoing is the Ontario approach to a fisheries information system. It has been accepted in principle by Cabinet as a new initiative and has been partially funded and staffed during 1974–75. We are proceeding with the major tasks of identifying sets of lake types, and of identifying and generally quantifying the parameters of our "trend-through-time" data base. Achievement of a fully operational OFIS for the province should provide a much enhanced opportunity for research, for experimental management, and for more effective regulation.

Postscript

Not long ago, having thought this business through, I sought an occasion to try it out on F. E. J. Fry to get his reaction and comment. When the occasion arose and when I was about to introduce the subject, Fry interjected with something like, "you know, what we need in Ontario are some really good biological surveys." A little probing demonstrated that he was thinking of "trend-through-time" data series.

How do you get ahead of this guy?

Acknowledgments

The colleagues who contributed to the emergence of this new approach to management are too numerous to list. The effort of Dr H. A. Regier in manuscript revision was especially helpful.

CHRISTIE, W. J., AND H. A. REGIER. 1973. Temperature as a major factor influencing reproductive success of fish — two examples. Rapp. P.-V. Reun., Cons. Int. Explor. Mer 164: 208–218.

DYMOND, J. R. [ed.] 1964. Fish and wildlife. A Memorial to W. J. K. Harkness. Longmans Canada Limited, Toronto, Ont. 214 p.

FRY, F. E. J. 1949. Statistics of a lake trout fishery. Biometrics 5: 27–67.

FRY, F. E. J., AND V. LEGENDRE. 1963. Ontario and Quebec, p. 487–519. *In* D. G. Frey [ed.] Limnology in North America. Wisconsin University Press, Madison, Wis.

HAMLEY, J. M. 1975. Study of gillnet selectivity: a review. J. Fish. Res. Board Can. 32: 1943–1969.

HARKNESS, W. J. K., AND F. E. J. FRY. 1942. Game fish management in Algonquin Park lakes. Trans. North Am. Wildl. Conf. 7: 398–404.

HURLEY, G. V. 1975. The reproductive success and early growth of smallmouth bass, *Micropterus dolomieui* Lacépède, at Baie du Dore, Lake Huron, Ontario. M.Sc. Thesis. Univ. Toronto, Toronto, Ont. v + 149 p.

LOFTUS, K. H., AND H. A. REGIER. [ed.] 1972. Proc. Symp. on Salmonid Communities in Oligotrophic Lakes (SCOL). J. Fish. Res. Board Can. 29: 613–986.

PALOHEIMO, J. 1961. Studies on estimation of mortalities. I. Comparison of a method described by Beverton and Holt and a new linear formula. J. Fish. Res. Board Can. 18: 645–662.

RADFORTH, I. 1944. Some considerations on the distribution of fishes in Ontario. Contrib. R. Ont. Mus. Zool. 25: 116 p.

REGIER, H. A. 1973. The sequence of exploitation of stocks in multi-species fisheries in the Laurentian Great Lakes. J. Fish. Res. Board Can. 30: 1992–1999.

REGIER, H. A., AND F. D. MCCRACKEN. 1975. Science for Canada's shelf-seas fisheries. J. Fish. Res. Board Can. 33: 1887–1932.

SCOTT, W. B., AND E. J. CROSSMAN. 1973. Freshwater fishes of Canada. Bull. Fish. Res. Board Can. 184: xi + 965 p.

Initiation of Sea Lamprey (*Petromyzon marinus*) Control[1]

W. M. SPRULES
Ottawa, Ont. K1H 7N9

SPRULES, W. M. 1976. Initiation of sea lamprey (*Petromyzon marinus*) control. FRB Report No 5: 30–33.

Sea lamprey (*Petromyzon marinus*) control became a major undertaking, relative to many other programs in aquatic biology. In several respects, the history of the program, outlined here, provides an informative prototype that might be usefully considered by aquatic biologists. F. E. J. Fry played an influential role in the development of the program.

SPRULES, W. M. 1976. Initiation of sea lamprey (*Petromyzon marinus*) control. FRB Report No. 5: 30–33.

Par comparaison avec plusieurs autres programmes de biologie aquatique, le contrôle de la lamproie marine (*Petromyzon marinus*) est devenu une opération majeure. Sous bien des aspects, l'historique du programme esquissé ici fournit un prototype de renseignements que les biologistes des eaux auraient intérêt à étudier. F. E. J. Fry joua un rôle important dans le développement du programme.

Accepted October 28, 1975 Accepté le 28 octobre 1975

Initiation of Sea Lamprey Control

The rapid spread of the parasitic sea lamprey (*Petromyzon marinus*) throughout the upper Great Lakes in the late 1930s and 1940s created fishery management problems of an order of magnitude hitherto unknown in this extensive freshwater system. As lamprey populations became established in Lake Michigan, Lake Huron, and Lake Superior, respectively, their effect on species of sport and commercial interest became apparent through the increasing number of old and new lamprey scars observed on larger fish in the catches, and the drastic decline in annual production of certain valuable species such as lake trout. Fishermen, conservationists, and fishery scientists became very vocal in expressing deep concern for the future of the important historic fisheries of this area if effective lamprey control measures were not introduced immediately.

The timing of these events was unfortunate because it coincided with the war years from 1939 to 1945 when new funds and additional personnel could not be obtained to initiate programs which would have to be classified as nonessential under the circumstances. As public concern increased, all levels of government became aware of the magnitude of the problem and recognized that international cooperation was essential because hundreds of miles of international boundary between Canada and the United States extended throughout the Great Lakes system. Further, in one way or another, legislative and administrative responsibility for the fisheries fell within the purview of the two federal governments, the Government of Ontario and the governments of the several states bordering the Great Lakes.

Following the cessation of hostilities in 1945, governments were in a position to set new priorities and representatives of the governments of Canada and the USA drafted and signed a Great Lakes Fishery Treaty in 1946. Canada was prepared to ratify this treaty but the formal exchange of ratifications did not occur because certain state governments objected to the treaty articles granting authority to an international commission to regulate fisheries in the Great Lakes.

Although this treaty did not enter into force, the data on the condition of the Great Lakes fisheries which were presented during the negotiations showed how serious the situation was and sufficient support for immediate action was obtained to establish a Great Lakes Sea Lamprey Committee later in 1946. This Committee was combined subsequently with a similar Lake Trout Committee and functioned as a Great Lakes Fishery Committee from 1953 to 1957. These committees were composed of representatives from the U.S. Fish and Wildlife Service, agencies of the several state administrations bordering the Great Lakes and the Ontario Department of Lands and Forests. Thus, although the interna-

[1]This paper forms part of the proceedings of a Symposium convened at the Harkness Laboratory of Fisheries Research, Algonquin Park, Ontario, October 1974, in honor of Professor F. E. J. Fry, M.B.E., M.A., Ph.D., D.Sc., F.R.S.C.

tional negotiations had fallen short of the goal envisaged, a forum had been established where information and ideas could be exchanged and cooperative programs of lamprey investigation and control, as well as fisheries management, could be undertaken through mutual agreement. During the period from 1946 to 1953 the interested agencies gathered and exchanged information on the life history, distribution, and abundance of sea lamprey and on the condition of the fish stocks supporting the major fisheries in the Great Lakes.

Data obtained from the early lamprey studies in the upper Great Lakes showed the concentration and vulnerability of adult lamprey as they entered tributary streams during the spawning run. It was obvious that a large measure of control could be realized if spawning lamprey could be prevented from reaching the upstream spawning areas. Although there were many sceptics, increasing support for some kind of control program developed and by 1948 and 1949 the U.S. Fish and Wildlife Service began to conduct field tests of mechanical and electrical barriers which could be installed in major lamprey spawning streams to obstruct the runs. The results of these field tests showed very clearly the enormous scope of the control program required, the devastating effect of lamprey predation on certain fish stocks, and the continuing spread and buildup of lamprey in the upper Great Lakes. In addition, it appeared that minor modifications in design and operation would provide a reasonably effective and practical control mechanism.

Government officials in Washington, D.C. advised officials in Ottawa early in 1952 that the major problems which prevented the U.S. government from ratifying the 1946 treaty had been resolved and that they were prepared to reopen negotiations at an early date. Representatives of the two governments met late in 1952 and again early in 1953 to draft a mutually acceptable Great Lakes Fishery Treaty. Although agreement was reached on all nonoperative articles and on many operative articles, the negotiations were broken off by Canada when it became clear that the United States could not agree to including provision for fishery research in all the Great Lakes within the terms of the Treaty. During the next few months the respective negotiators received new instructions and the Convention on Great Lakes Fisheries as we know it today was negotiated and signed in the fall of 1954. This Convention was ratified by the governments of Canada and the United States on October 11, 1955 and the Great Lakes Fishery Commission, established under the terms of the Convention, held jts oragnizational meeting early in 1956.

The Commission established its headquarters at the University of Michigan in Ann Arbor and appointed an acting Executive Director. From this time on the Commission assumed responsibility for development of a program to eradicate or minimize sea lamprey populations in the Great Lakes and for formulation of a research program to determine the need for measures to make possible the maximum sustained productivity of fish stocks of common concern. The success of the Commission's lamprey control program, which was begun in Lake Superior and extended to the other Great Lakes as methods were refined and funds became available, has been documented in the Technical Report Series and other publications of the Commission.

In the period between 1953 and 1956, when the Commission assumed responsibility for lamprey control, national programs were initiated in Canada and the United States and coordinated by the Great Lakes Fishery Committee referred to earlier in this paper. At the time of the unsuccessful treaty negotiations in 1953 it was obvious from the technical reports submitted to the conference that the United States was well ahead of Canada in developing and testing potential lamprey control devices and in knowledge of the size and location of spawning runs in U.S. streams entering the upper Great Lakes. A major factor contributing to this situation was probably the disastrous collapse of the lake trout fishery in Lake Michigan which lies entirely within U.S. territory. Electrical barriers to control lamprey spawning runs in U.S. streams entering the eastern end of Lake Superior were to be constructed in 1953. In order to cooperate in this program and to maintain a strong bargaining position for the next round of treaty negotiations, Canada initiated a similar program to begin in the eastern end of Lake Superior and extend westward as required.

A Federal–Provincial Great Lakes Fishery Research Committee was established in June, 1953 with equal representation from the federal Department of Fisheries and the provincial Department of Lands and Forests. One of the committee's responsibilities was to develop the lamprey control program in Canadian waters. Federal funds were made available to augment the provincial allotment for fishery studies in the Great Lakes and top priority was given to stream surveys and barrier construction in streams entering Lake Superior between Sault Ste. Marie and Montreal River Harbour. Dr Fry, our guest of honor at this symposium, was a member of this committee and his knowledge, enthusiasm, and candidness contributed significantly to many of the early, important decisions reached. The com-

mittee was unable to obtain the immediate services of a full-time director, although offers were made to several scientists possessing the required qualifications, and codirectors were appointed from the committee membership (Dr Fry and Dr Sprules) as an interim measure. Fortunately, Dr J. M. Speirs agreed to assume the responsibilities of secretary and field general for the codirectors and a small staff of biologists, engineers, and technicians was obtained through appointment or secondment.

In the early stages of the field program, streams entering Lake Superior between Sault Ste. Marie and Montreal River Harbour were surveyed to determine the presence of sea lamprey and to locate the most suitable site for construction of a barrier to the upstream migration of spawning lamprey. Electrical barriers, similar to those developed and operated by U.S. agencies, were installed as soon as the necessary site clearances were obtained and access roads constructed, and the lamprey control program in Canadian waters was underway.

Although many construction and operation difficulties were avoided as a result of advice and field assistance received from our U.S. colleagues, the operation of each new barrier seemed to introduce new problems. The theory of lamprey control by the use of electrical barriers seemed simple enough. All that was required was a network of fully effective barriers which would prevent all spawning adults from reaching spawning areas suitable for the survival of eggs and larvae. However, in practice control of lamprey by the use of electrical stream barriers proved very difficult. The major problem was to maintain an effective, uninterrupted electrical field in all spawning streams throughout the full period of the spawning migration. As would be expected, the operations were interrupted on occasion as a result of generator or line power failure, spring and flash floods causing high water levels, heavy currents, and physical damage by floating debris, and human interference. In addition, there were certain side issues requiring attention such as the safe passage of spawning runs of desirable fish species and provision for the upstream movement of boats in streams designated as navigable waters. As experience was gained, both the barrier design and operation were modified and the efficiency of the program increased significantly.

The Canadian and U.S. national programs in the upper Great Lakes were extended each year and all Lake Superior tributaries, 1293 in the USA and 622 in Canada, had been surveyed by 1956 when the Great Lakes Fishery Commission assumed responsibility for lamprey control. At this time 48 barriers had been constructed and operated in the USA and 33 in Canada. In addition, at least cursory surveys had been made of all Lake Michigan and Lake Huron tributaries and 19 barriers constructed and operated in Lake Michigan and two in Lake Huron including one in Canada and one in the USA.

The rapid accumulation of data on sea lamprey life history and behavior at the electrical barriers showed that the level of control considered essential for restoration of the traditional lake fisheries would prove very expensive and perhaps impossible to attain. Although thousands of lamprey were killed at the barriers each year, many escaped and reached upstream spawning areas when the barrier operation was interrupted. New runs appeared in streams where barriers had not been constructed and sea lamprey larvae were found in shallow inshore areas of Lake Superior at the mouths of major spawning streams. However, the most serious deficiency in the electrical barrier control method was the failure to eliminate downstream migrating larvae and transformed adults. It had been found that the larval stage lasts from 3 to 10 yr in the streams and thus the adult stocks in the lakes would be replenished annually for several years after barrier operation affected the success of spawning runs. The need for a control method designed to eliminate the larval accumulation in spawning streams was obvious.

The second phase in the lamprey control program was initiated by the Great Lakes Fishery Commission in 1958 when selected spawning streams were treated with a chemical lampricide. More than 6000 chemicals were tested in laboratory experiments conducted by U.S. scientists before the decision was reached to field test the chemical T.F.M. (3-trifluoromethyl-4-nitrophenol). The field tests proved successful and a program of stream treatment, followed by retreatment as required, was introduced. Each chemical treatment reduced or eliminated the larval accumulations in the streams and electrical barriers became obsolete as control devices. A few barriers continue in operation to assess changes in the size of spawning runs to specific streams. The chemical control method is still in use and the program has been extended to include all the Great Lakes.

This Symposium on the Fry Paradigm has brought together many scientists who have played an active role in research and management of the Great Lakes fisheries and are familiar with the lamprey control program. I hope those of you who have not been directly associated with the Great Lakes fisheries and feel a need for more

detail concerning the sea lamprey control program, will review the appropriate publications of the U.S. Fish and Wildlife Service, Fisheries Research Board of Canada, and the Great Lakes Fishery Commission or direct your queries to the experts who attended the Symposium.

The invasion of the upper Great Lakes by the sea lamprey will be classified as a disaster, at least for some time. However, some real benefits have accrued including international cooperation in fisheries between Canada and the USA; federal–provincial cooperation in fishery research and development in Ontario; and Dr Fry's increased interest in all Great Lakes fishery problems. It is hoped that our distinguished guest of honor will continue to serve as a Canadian Commissioner on the Great Lakes Fishery Commission for many years and that his well-earned retirement from the University of Toronto will not prove to be a limiting factor in the continuing development of Great Lakes fisheries.

Ecological Analysis and the Fry Paradigm[1,2]

S. R. KERR

Ontario Ministry of Natural Resources, Fish and Wildlife Research Branch, Maple, Ont. L0J 1E0

KERR, S. R. 1976. Ecological analysis and the Fry paradigm. FRB Report No. 5: 33–36.

Appreciation of the essential distinction between internal and external methods of analysis is a fundamental component of the Fry paradigm. Investigation of the emergent behaviors of systems, observed at several hierarchical levels of ecological organization, is emphasized in his work. Internal analysis is always preceded by observation of the relevant external variables. The value of this approach is clear when assessed in terms of recent developments in systems theory.

KERR, S. R. 1976. Ecological analysis and the Fry paradigm. FRB Report No. 5: 33–36.

Une connaissance de la distinction essentielle entre les méthodes internes et externes d'analyse est une composante fondamentale du paradigme de Fry. Ce dernier met l'accent, dans ses travaux, sur l'investigation du comportement qui émerge des systèmes, observé à plusieurs niveaux hiérarchiques de l'organisation écologique. L'observation des variables externes pertinentes précède toujours l'analyse interne. On se rend compte de la valeur de cette approche quand on l'évalue en termes des récents développements dans la théorie des systèmes.

Accepted October 28, 1975

Accepté le 28 octobre 1975

DEVELOPMENT of an established scientific field is shaped by the underlying conceptual outlook that is shared by its investigators. Advent of a new conceptual outlook or paradigm can quite substantially redirect a field from its established patterns (Kuhn 1970). Several paradigms have shaped the development of ecology in recent decades. A major purpose of this symposium is to identify and assess one such fundamental outlook — the Fry paradigm.

For my contribution to this purpose, it is convenient to begin with a seemingly different paradigm. The systems paradigm is now commonplace in ecological analysis. My intention is to show that the Fry paradigm can be usefully understood in that context.

A priori, it is necessary to discuss two systems properties that are generally attributable to biological assemblages. Emergent behavior comprises one such property, which is itself most easily approached through the property of hierarchical organization.

We quite generally recognize that biological

[1]This paper forms part of the proceedings of a Symposium convened at the Harkness Laboratory of Fisheries Research, Algonquin Park, Ontario, October 1974, in honor of Professor F. E. J. Fry, M.B.E., M.A., Ph.D., D.Sc., F.R.S.C.

[2]Contribution No. 75-14 of the Fish and Wildlife Research Branch, Ontario Ministry of Natural Resources, Maple, Ont.

systems exhibit hierarchical organization. The familiar organizational spectrum from individual organisms through populations to communities is one such example of hierarchy that is commonly used in text books. The notion of hierarchy doubtless seems natural to us because human social structures are unfailingly organized in that way.

The idea of emergent properties follows readily from the notion of hierarchy. It is clear that additional structural and functional properties become evident as we traverse an organizational hierarchy through levels of increasing complexity. Some properties emerge in obvious ways: thus, an individual cannot ordinarily be said to have a mortality rate, but its population can. Other emergent properties, for example genetic epistasis, as discussed earlier in this symposium by Dr Ihssen, can be considerably more difficult to understand. The property of being alive is perhaps one of the most difficult. A cadaver can usually be distinguished from a living organism without much difficulty, but the precise distinctions, nevertheless, pose serious problems in some contexts, as with the complex ethical problems associated with human organ transplants. In the latter instance, I believe that the difficulties do not so much arise from our limited understanding of the organic processes that are necessary to sustain life, but rather because we lack unequivocal criteria for agreeing when life can be said to occur.

There are many kinds of emergent properties that occur, or that we suppose to occur, in ecological systems; properties such as diversity, stability, trophic level, and the like. Parenthetically, notice that these terms tend not to occur very much in the Fry paradigm, Notice also that these terms tend to bring various difficulties to mind. I suggest that a major part of the difficulties we associate with these terms lies primarily in the problems we experience in observing and defining these as unequivocal emergent properties, in the sense of closed, single-valued transformations, or their stochastic equivalents.

Analysis of Ecological Systems

To justify why I think we have difficulty with emergent ecological properties, it is helpful to consider how we study systems of any kind. We of course begin by observing variables: there is no scientific alternative. In operational terms, there are exactly two general methods of analysis that can be applied to selecting the appropriate variables for observation. As Rosen (1969) has pointed out, one method entails devising an "internal" description of the system variables, in the form of mechanistic representation of selected system components, together with their relevant interactions. This method is frequently used by ecologists (as with Beverton and Holt, Volterra, and other familiar examples).

The second method of analysis is that of "external" description, framed in terms of output variables that describe selected behaviors of the intact system. In many cases, but not necessarily, the output variables are observed in relation to various kinds of inputs impressed upon the system, inputs such as environmental factors. There are many ecological examples of this kind of analysis: at the organismic level of organization, Fry's various environmental factors studies; at the population level, Fry and Watt (1957); and at the community level, Ryder (1965) serve as illustrations.

I have stressed that there are but two different ways of analyzing systems: the "internal" method, and the "external" method. Granted the hierarchical structure of ecological systems, these of course differ in operational terms only, but the distinction is, nevertheless, crucial. Essentially, the variables that we observe can be chosen either as emergent system variables, or as suites of internal variables.

The distinction becomes important when we recognize that "real" objects of any kind possess an unlimited number of variables that are potential candidates for observation: the problem is, therefore, one of selection. Faced with an unlimited number of variables, together with a corresponding number of possible interactions among these, the problem of adequate system description is clearly intractable unless the representation or model of the system can be formulated so as to encompass some appropriate subset of possible system behaviors. It is my contention that appropriate selection of variables is quite unlikely unless a satisfactory description of the system is first derived in terms of its emergent system properties. That is, successful internal analysis of a system is necessarily preceded by observation and theory at the external level of analysis.

I can offer some examples in support of this contention. The current debate over the popular stability–diversity hypothesis affords a good illustration of trying to reason, ineffectively in my view, from internal descriptions to emergent behaviors. Effective analysis, according to my reasoning, must proceed in the opposite direction. As Goodman (1974) points out, stability is not so much something we unequivocally observe in ecological communities, it is rather something that we seem to think should occur, perhaps be-

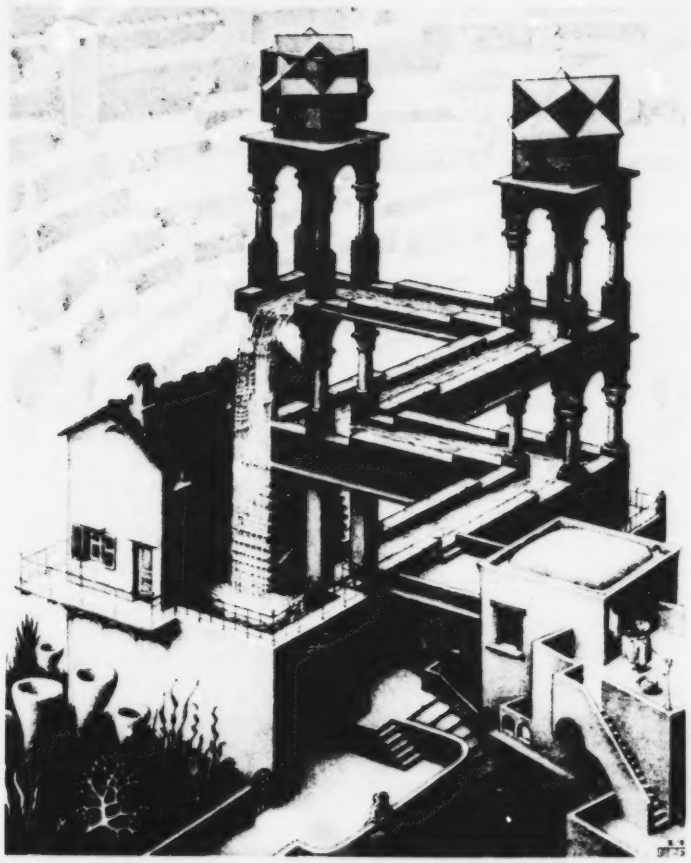


FIG. 1. "Waterfall," by M. C. Escher. Reproduced by permission, Escher Foundation–Haags Gemeentemuseum, The Hague. For analysis, see text.

cause the notion appeals to us for cultural reasons. There is surprisingly little available in the way of unequivocal observation of ecological stability, despite the fact that at least two major conferences dealt with the subject in recent years.

In short, it is my view that current stability theory is based largely upon internal analysis, without effective recourse to observation of the appropriate external variables. Confirmation of this view comes from stability theory itself, which is largely predicated upon the generalized species interactions embodied in the Lotka-Volterra equation (e.g. May 1973). Considering that species interactions comprise a small subset of the internal processes that we know to be "stabilizing" in one or another sense, and considering that there are an unlimited number of other internal variables that could be incorporated in a given model (spatial and temporal heterogeneities; other system components such as "decomposers" are some we know to be relevant in this context), it is hardly surprising that the sometimes elegant analyses that we call stability theory should have reached a sterile conclusion. We have learned a great deal about the properties of a certain type of equation; but we have learned relatively little, in my view, about ecosystems.

I have strongly criticized current stability theory: lest this be mistaken for my major point, note that many other examples could have served as well to illustrate my argument. Stability theory was selected solely because it is a popular subject and therefore widely known. The salient point is that by taking a collection of internal properties, and examining their aggregate behavior, without making recourse to the emergent

behaviors of the intact system itself, it is quite likely that erroneous conclusions will be reached.

Recognizing that the illustration I have chosen from ecological theory may have emotional ties for some of you, I shall provide a second example chosen from a nonecological discipline that will, I hope, provide us with an objective confirmation of my thesis. The hydrodynamic model provided by Escher, in the form of Fig. 1, is not without intrinsic interest in these times of energy crisis. But alas, Escher's general conclusion is forbidden by the laws of thermodynamics. Notice, however, that the artist's conclusion was cleverly attained by exactly the process that I have been discussing: seemingly correct combinations of selected internal properties that result in an unacceptable emergent conclusion. Technically speaking, the artist's tactics differ slightly from the methods of ecological modelling, in the sense that Escher has taken a subtle liberty with the laws of perspective in the process of mapping a system that is proposed to exist in 3-space onto the model constraints of 2-space. But this difference, I argue, is trivial. Ecological analysis inevitably involves mapping from an n-dimensional reality to a greatly simplified representation: the only real distinction, therefore, concerns the emergent laws that may be violated during the process of simplification. I trust the point is taken that in Robert Rosen's words, "observation and theory at the higher organizational level necessarily precedes effective synthesis at the lower organizational level" (Rosen 1969).

I suggest that we are going to need much more in the way of observation, and theory based on observation, at the higher organizational levels before we can develop effective internal explanations of ecological processes.

Much of what I have said has been critical and negative. My rationale is that I could not so easily illustrate my thesis with positive examples, although these of course exist in abundance in the ecological literature.

The Fry Paradigm

Rather than take up your time with positive illustrations, simply for the sake of symmetry, I return instead, briefly, to my initial point. As my contribution to our joint task of unravelling the Fry paradigm, I draw your attention to the remarkably consistent and productive manner in which Dr Fry's work has dealt with the emergent behaviors of the biological systems he studied. Whenever internal analysis appears in his work, it is always subsequent to identification of the relevant emergent properties.

This, I submit, is no coincidence, despite the fact that it first occurred in his work long before the current development of systems analysis that now makes such observations easy. Instead it is a deep and thoughtful consequence of relying on direct observation of the integral system at all stages of a study. The Fry paradigm, in short, does not seem to rely very much on armchair contemplation of natura naturans. In my view, this is the central concept of the Fry paradigm.

The only remaining question, in my mind, is whether Dr Fry agrees with me in this analysis, quite apart from the rest of you.

FRY, F. E. J., AND K. E. F. WATT. 1957. Yields of year classes of the smallmouth bass hatched in the decade of 1940 in Manitoulin Island waters. Trans. Am. Fish. Soc. 85: 135–143.

GOODMAN, D. 1974. The validity of the diversity-stability hypothesis. Proc. Int. Congr. Ecol. 1: 75–79.

KUHN, T. S. 1970. The structure of scientific revolutions. 2nd ed. Int. Encycl. Unified Sci. 2: 210 p.

MAY, R. M. 1973. Stability and complexity in model ecosystem. Monographs in population biology No. 6. Princeton University Press, Princeton, N.J. 235 p.

ROSEN, R. 1969. Hierarchical organization in automata theoretic models of biological systems, p. 179–199. *In* L. L. White, A. G. Wilson, and D. Wilson [ed.] Hierarchical structures. American Elsevier Publishing Co., Inc., New York, N.Y. 322 p.

RYDER, R. A. 1965. A method for estimating the potential fish production of north-temperate lakes. Trans. Am. Fish. Soc. 94: 214–218.

Comments

F. E. J. FRY — Actually, you've almost delivered the last lecture that I've been trying to deliver for some time. I tried some of these ideas in a graduate seminar a few years ago, and some in the audience thought I was nuts. Rosen's various writings render these ideas more explicitly than any place else I've ever found them. Essentially, these ideas exactly point up the difference between autecology and environmental physiology.

Autecology deals with the activities of organisms. These are the emergent properties, the things we basically study at this level of organization. But to analyze these, you must look at the next lower level, or what I would call the next lower "plane of organization." Then it turns out that the proximal cause for these activities is the energy released to bring them about; and this is the reason for the fine distinction between activity and metabolism, metabolism being simply a generalized term for the energy involved.

So in autecology your business is to know the capacity of the organism; how hard the mule can kick. Then, by analyzing the first mule's kick

(and this relieves you from having all mules kick you) you can use proximate analysis to arrive at a generalization which will allow you to either duck the next mule or kick him back, depending on how the analysis indicates you should respond.

If you then go beyond that in your analysis, you are defeating your purpose. The salient principle here is that whatever I know of muscle physiology would not enable me to predict a mule's kick: for this kind of prediction, I have to understand the system at the appropriate emergent level of behavior.

The general definition of a system is that it is a containment or passage of energy. In the long term it is always a passage, although it may be contained for eons as it is, say, in the nuclei of a water molecule. It is energy then, that is contained or channeled through a pattern of form. The fundamental definition of form is a pattern of forces. We don't quite know what energy is, or what mass is, because these are operational definitions. When you get down to ultimates, nothing remains but operational definitions.

So you have to know, for any level of organization, what the emergent property is. For an ecosystem the emergent property, to me, is simply the level to which energy is contained, as potential energy, compared to the energy flux which is impinged upon it and passes through it.

I said it at the time of my earlier lecture, and I'd like to continue saying it, that the great curse of humanity is the opposable thumb. This governs man's attitude of looking at things. It is typified by the small boy who isn't content to run his toy train, he must take it apart. Having taken his toy train apart, he no longer has one. We fall into this nit-picking, this manipulation by tearing things apart, what you call internal analysis, because it is so much a part of our own organization that it is very difficult for us to look at the emergent properties. In the case of the ecosystem it's almost impossible, because we stand inside it anyway. The great boon to humanity was that people were a long time taking molecules apart, because we would never have learned any chemistry if we had started by taking the molecules apart; we would never have learned any physics either. We learned physics because we couldn't take rocks apart too easily, and this is how you learn to look at mass and energy.

So you have to stand off and look at the whole system to understand its properties. This is the great ecological problem, and this is the great autecological problem. People think its too simple just to measure an activity. But this is all observational, rather than analytical. The truth of the matter is that one man's observations are the next man's analysis. You take the properties of a level of organization and use those observations to analyze the next level of organization below it. If you take the properties too many steps down you're being stupid: and you cannot go in the other direction.

I did actually try to collect some of these ideas into a paper. It didn't get very wide circulation: it was in a little mimeographed publication put out by an engineering outfit in Sydney. The point I made there was that in relation to thermal pollution I can only, from autecology, deal with one question. That question concerns the immediate set of circumstances that will bring about the death of an organism, particularly by a temperature change. When I get into the environment where temperature is not having this sledgehammer effect, where there is interaction, I'm in a situation I can no longer predict. If I'm told what that particular situation is, then by the interaction between limiting and controlling factors, I can manage the specific question. But there is no general way of going from autecology to synecology. There is a way of coming back to autecology from synecology, but you cannot go the other way.

One thing I can't understand is why this is not made explicit in the most elementary of textbooks. Another thing I can't understand is why I can't make it explicit so people don't think it is foolish.

H. A. Regier — To what extent is the whole concept of emergence a necessary consequence of perceiving nature as hierarchical?

F. E. J. Fry — I was going to end up with another remark, that I think there is a spectrum of hierarchies. If you went back to chaos, it would be what I would call a totally noninteractive system. My notion of a relatively noninteractive system is like a greyhound race, where you have a series of tracks laid out, with a mechanical rabbit that can go faster than any one greyhound. The greyhounds compete with each other but essentially, give or take the actions of the track, your prior knowledge of the performance capabilities of the greyhounds pretty well allows you to predict the outcome of the race. This is a system where each individual is on its own, that is, where each subsystem is on its own, and the result depends upon the unalloyed excellence of the subsystems, not upon their hierarchical integration.

At the other extreme, you have the tightly integrated hierarchy. The nearest thing to a complete hierarchy, I think, is a molecule, where the forces are so balanced that the orbits of the electrons

are set and the whole thing is subservient to the integral patterns of forces. An organism is substantially hierarchical, say ninety percent hierarchical, but not entirely so.

Somewhere in between is an ecosystem, for example. The difference is really between the deterministic and the stochastic fractions in the situation. I haven't got this difference completely clear, well, I'm completely muddled, I suppose. But I'm trying to sort this out and it's the one thing that intrigues me these days (that plus plastic greenhouses).

There is another, related, concept which I really gained from Rosen, that hierarchical systems basically arise by chance — and by chance I don't mean by accident: they arise at a certain statistical level of probability from the noninteractive situations I spoke of a moment ago. This gives rise to the sort of principle of uncertainty that applies when you're trying to fit individual species into an ecosystem. Essentially then, I'm saying, and I'm saying it very gently because I'm hoping rather than believing in this case, that the subsystem tends to be more hierarchical than the system of which it is a subset — so that the largest system of all is the most probabilistic.

S. R. KERR — Another dimension of this question, one that particularly puzzles me at the moment, is whether there are qualitative differences in the categories of emergent properties. For example, the hardness of a crystal is an emergent property, as is the active site of an enzyme, and so on; can these all be analyzed in the same way, or are there qualitative differences that cannot be ignored?

F. E. J. FRY —Yes, hardness of a crystal is a physical property; a property of the lattice, of the interaction of atoms. In the same way, the properties of molecules are chemical properties. I don't want to push this too far, but these are planes of organization: there are physical properties, and there are chemical properties, and there are biological properties, and there are probably social properties — and these are different planes of organization.

S. R. KERR — But are these qualitatively different? Do they result from fundamentally different kinds of integration?

F. E. J. FRY — Well, I wouldn't necessarily know whether they were qualitative differences, because I don't really know what a quality is. I rather think that all qualitative differences are quantitative differences in sites and speeds of changes, and I don't know any more about it. They are quantitative differences in complexity of form, to go back to the fundamental definition, being patterns of forces.

S. R. KERR — I wish I understood that.

F. E. J. FRY — I wish I did too, I'd write a paper on it.

L. M. DICKIE — Do you make observations on different scales for each of these planes of organization?

F. E. J. FRY — Oh yes.

L. M. DICKIE — But these kinds of observation themselves aren't different are they? It's the same observer?

F. E. J. FRY — It's the same observer, but he's making a different measurement. You can't measure a chemical property with a meter stick, you can only measure a physical property that way. You can't judge a piece of music that way.

L. M. DICKIE — You can, but you're measuring something irrelevant.

F. E. J. FRY — That's right. I think that is an important difference, that you use a different kind of measuring device for each level of organization, by and large. That may be a first approximation to a reasonable generalization.

L. M. DICKIE — What troubles me in this instance is that I don't know how to cope with the linkages between hierarchical levels. For example, if I talk about the use of food in a system, I'm faced with the problem that at one level I have a population of a certain density, this density affects the amounts that each individual eats, this in turn induces certain rates of enzyme induction in the stomachs of the individuals. Now what seems important here is that there is a population influence on enzyme induction. Am I going down two hierarchical levels in this linking?

F. E. J. FRY — I think you are. The problem here is fundamental to the relation of autecology to physiology and biochemistry.

L. M. DICKIE — It seems to me what I've got to do to know that system is set up an explicit set of observations about density and induction of enzymes, which is not a thing you can do by looking at any individual pair of adjacent hierarchical levels.

S. R. KERR — Rosen has something to say in this context. He talks about, in some sense, the artificialities of our descriptions of systems. He speaks, in a way that I dimly understand, of remapping the true state variables of the system into tractable observables. I think this is essentially the process that you are talking about.

F. E. J. FRY — Well, this is the whole trick. The trick is to look at the levels you're concerned with in a way that will deal with the properties that the system presents you with.

H. A. REGIER — But how can you know at the outset whether or not your perspectives or your preceptions are getting in the way?

F. E. J. FRY — You don't — and of course that's exactly what happens. The whole trick in observation (this was A. G. Huntsman's text throughout his life) is to look at the thing with completely unbiased eyes. And this is a very difficult thing to do.

H. A. REGIER — It's not possible.

F. E. J. FRY — No, it's not possible, therefore you look at the thing from this place and that place, and kick the thing, and poke it here and there. You must have a whole experience before you can get rid of your original bias. You can improve your observations with experience, as well as completely wreck them. This means that you have to work your way into a particular subject.

S. R. KERR — At what stage in your work did these ideas become explicit?

F. E. J. FRY — These ideas? They're not explicit yet. I believe that I was the first to deal with the explicit partitioning of activity and metabolism. I don't think that any of my colleagues or immediate predecessors were working in this direction. In fact, I think that things were clearer in this respect in the work of the 1890s.

I was concerned with the problem about 1946. It was just after the war, and I wasn't teaching that winter. I had done a bit of work on lethal factors, and as a result had come very painfully to the extremely simple generalization of the differences between resistance and tolerance. I'd decided to sort the thing out, and I kept at it for that winter. I didn't quite know what I'd done until the end of that winter, when I came up with the 1947 paper, and basically, I haven't been able to change my thinking very much from that time.

FIG. 1. Participants of the Fry Symposium. A. H. Berst, W. J. Christie, and D. Stevens not included. (Photograph by R. W. McCauley.)

Selected Excerpts from Symposium Discussion Periods

"The hand is the cutting edge of the mind"

Jacob Bronowski/ Ascent of man

"The great curse of humanity is the opposable thumb"

F. E. J. Fry/ this symposium

The program for this Symposium allowed ample opportunity for extended discussion. In particular, the final morning was largely given over to further elaboration of matters raised during the previous 2 days. Because of space limitations, the major part of the substantive discussions cannot be reported here, despite their substantial scientific interest.

Instead, the editor has chosen to use selected extracts from the discussions which further develop the central, unifying theme as it emerged from the proceedings. The considerable illumination shed by Dr Fry upon his fundamental conceptual approach to science came as a welcome surprise to those in attendance, despite the fact that all had enjoyed, in various capacities, considerable prior contact with him. These insights are not available elsewhere, and they reveal much about one of the great men of Canadian science.

A major aspect of the Fry paradigm is embodied in the two quotations which begin this section. As with all good aphorisms, each expresses a pervasive truth, with a compactness exceeding that of mathematical notation. Despite their seeming contradiction, these aphorisms are in fact complementary, and their complementarity is fundamental to the Fry paradigm.

Quite clearly, as stated elsewhere by Rosen, and repeated earlier in this account of the Symposium, there are just two general methods of analysis that are available to science: internal analysis, and external analysis. This is the apparent paradox of the aphorisms. The Fry paradigm, contrary to the fashion in much of current science, (if you doubt this point, examine the achievements of the Nobel laureates in science for the past decade) does not espouse the method of internal analysis as its principal approach. Neither does it reject internal analysis, the rationale of the opposable thumb. Instead it recognizes the serious constraints to which internal analysis is subject, and, as its complement and necessary analytical predecessor, accords external analysis its due importance.

Fry made this view abundantly clear in two general ways throughout the Symposium. In the first, more abstract way he repeatedly emphasized the general definition of form as a pattern of forces, whereby all systems have their energy channeled by coherent form. Form, in these terms, can exist either in space or in time, in the sense that containment of energy can occur within a periodic oscillation in time as much as it can within a spatial pattern.

From this general view, it follows that comprehension of the integral pattern of forces observable at a given level of organization necessarily precedes internal analysis at lower organizational levels. One of the many examples he offered in support of this point is, in his terms,

F. E. J. FRY ... the principle that an animal does what it can, and quits while it's still ahead. This is one of the problems with the metabolic rate/body size equation, and it's also very clear in osmoregulation. One of the oldest observations of this is that the respiratory rate goes down when you place a salt water fish in fresh water. The respiratory rate goes down because the darn fish won't open its mouth. The animal will restrict itself in order to exist.

The second general way in which Fry clarified his conceptual outlook was through his explanation of factors analysis, an important component of his scientific contributions. The following illustrative excerpt reproduces his response to the request, by Henderson, for an explanation of the necessity for masking factors within the Fry system of factors analysis.

F. E. J. FRY The necessity for having the group is that this is what regulation is all about. At any level of any hierarchical system there has to be some interplay of form and energy which maintains that system. The basis is that energy is channeled through form, and this leads to the persistence of the system. A rapids in a river is a system because the standing wave is always in the same place, essentially. It persists in the same place because of the hydrodynamic equilibria.

N. HENDERSON I'm more troubled than ever!

F. E. J. FRY There really are only two basic factors. These are the controlling factors, the state of activation of matter; and the limiting factors, which is the availability of matter. So you can resolve the whole argument to the interplay of those two factors. The introduction of masking factors comes in as a, to me, very illuminating supplementary category, because it covers the costs of regulation.

The interactions themselves are in the universe. The interactions are available to the organism, they may well be manufactured on the spot, within the organism, with an enzyme. An enzyme is exactly that: an enzyme takes advantage of the conformation of the atoms to produce a property which allows metabolism to go on in the face of the prevailing temperature.

So that is a masking factor. What is taken advantage of is the property of the atomic distances and sequences, which is a pretty abstruse picture. The example I've used almost ad nauseam is the one of sweat to control higher temperatures. The environment is impinging on the organism in terms of solar radiation, and the organism has to dissipate the radiation. To dissipate the radiation, it has developed a system which takes advantage of the latent heat of fusion. These are two environmental properties, radiant energy and latent heat of fusion. The organism has to provide a matrix for that to operate to its own advantage. It isn't powerless.

The other sort of hackneyed illustration that I use is that of a corporation lawyer. You have to abide by the law, but if you can work one law against another one then you can abide. This is what regulation is all about.

L. M. DICKIE Yesterday you said something to the effect that if you go up through the system, through higher and higher levels of organization, you go from determinate form to statistical form. If I understand correctly, you're saying that the cost of the form is equated with masking factors. Now, when you're up in the higher levels, this forage availability factor that we talk about, this q, would you call that a masking factor?

F. E. J. FRY I have difficulty in setting the factors, as described in autecology, into synecology. They fit in some way, but they really fit by working on the individual, so they're not community properties: it's much the same relation as physiology has with autecology. Essentially, hierarchical systems arise from stochastic ones, the odds being weighted by the "factors," as I use the term.

From this, the discussion went on to consider points raised by Brett, and others, as to the generality of these views. In response to the question as to how far this view of factors could be taken (e.g. to temperature, ionic regulation) Fry had this to say:

F. E. J. FRY I would take it to the nth degree, this is the essence of the whole organism. It is all organic regulation.

In short, the view is that regulation can be achieved only through form, and cannot be understood without integral observation of emergent form itself made at the level of organization that is appropriate to the question being asked.

As a parting, epistemological extension of the Fry paradigm, the following exchange may be of interest:

H. A. REGIER Have you ever wondered what you lost by conceptualizing the problem the way you did?

F. E. J. FRY ... What I lost by becoming an autecologist was the ability to become

a synecologist. If I had become a synecologist I'd have lost the ability to become a philosopher. I do believe that the man who can deal with the broadest system of the universe is the top man; he's the man who has the most intellectually satisfying system. If I'd become a chemist, I'd have lost the ability to become a biologist at all. On the other hand, because of the nature of things, and depending on your own human nature, I think you get the greatest satisfaction in handling the level of detail that you can encompass to the greatest degree. The man who understands the universe is a very lonely creature, but within his own mind I think he has the greatest satisfaction.

Acknowledgments

The Symposium could not have been the serendipitous occasion it was, of course, without the enthusiastic involvement of the various participants. Neither could it have begun, much less succeeded, without the substantial assistance of various administrators blessed with the acumen to recognize a good thing: these include (in alphabetical order) K. K. Irizawa, W. R. Martin, and J. D. Roseborough. The principal agencies that supported the undertaking, the Fisheries Research Board of Canada, and the Ontario Ministry of Natural Resources, did so substantially, and in approximately equal part.

Equally essential support was given by D. Cucin, J. Ferrigan, B. Kukhta, J. MacLean, and J. Murdock, among others.

The editors of these proceedings, A. H. Lawrie, and S. R. Kerr, warrant special accolades.

To each of these, and to Dr Fry in particular, our deepest thanks.

K. H. Loftus
H. A. Regier
H. H. Harvey
S. R. Kerr
Organizing committee

Profile of F. E. J. Fry

I. Curriculum Vitae

Fry, Frederick Ernest Joseph

Born: Woking, Surrey, England April 17, 1908
B.A. University of Toronto, 1st Cl.Hon. Biology 1933
M.A., Ph.D. University of Toronto, 1935, 1936
Graduate work in aquatic ecology
Teaching and research interests, ecology with special reference to freshwater organisms. Author of some 60 scientific publications. Cotranslator of "Ruttner — Fundamentals of Limnology"
Research assistant University of Toronto, 1936
Various posts to Professor of Zoology, 1936–56
1941–45 War Service with Royal Canadian Air Force with research responsibilities in aviation medicine
Discharged as Squadron Leader
Awarded M.B.E. 1944
Consultant, Ontario Department of Lands and Forests
U.S. Public Health Service, to 1968
1948 Elected Fellow, Royal Society of Canada
1950 Received citation from Wildlife Society of America for best publication in fisheries biology
1951 President, American Society of Limnology and Oceanography
1955 Visiting Professor, University of Hawaii
1959 Guggenheim Fellow
1962 Recipient of the Flavelle Medal of the Royal Society of Canada for excellence in research
1962 Vice-President, International Association for Pure and Applied Limnology
1964 Member, Fisheries Research Board of Canada
1965 Chairman, Associate Committee on Water Pollution Research, National Research Council of Canada
1965 Member, Board of Consultants on Bay-Delta Project, California Water Quality Control Board
1965 Member, Scientific Advisory Board and Economic Study Group, International Great Lakes Fishery Commission
1966 President, American Fisheries Society
1966 President, Canadian Society of Zoologists
1967 Member, U.S. National Technical Advisory Committee on Water Quality Requirements
1968 Awarded Canada Centennial Medal for "Services to the Nation"
1968 Visiting Professor, University of Hawaii
1969 Commissioner, International Great Lakes Fishery Commission
1970 Awarded honorary degree of D.Sc., University of Manitoba
1971 Awarded Bronze Medal of the American Fisheries Society for outstanding contributions to fisheries science
1972 President, American Institute of Fishery Research Biologists
1973 Consultant in thermobiology to the Argonne National Laboratory
1974 Fry medal established by the Canadian Society of Zoologists, elected honorary member of society
1974 Professor Emeritus University of Toronto
1974 Associate, Institute for Environmental Studies, University of Toronto

II. "In Retirement"

On his retirement from the Department of Zoology, University of Toronto, in 1974, Dr Fry was appointed Professor Emeritus. He continues as an Associate with the Institute for Environmental Studies, University of Toronto, on a part-time basis. He is a part-time Consultant to the firm of James F. MacLaren Ltd. who have a contract with the New Brunswick Electric Power Commission at the Lepreau Nuclear Generating Station Project, N.B. He is also the editor of the new *Journal of Great Lakes Research* published by the International Association for Great Lakes Research.

In his spare time (sic) he is an enthusiastic gardener. He hopes that one day he will be able to build a cottage on his land at Manitoulin Island that will be heated principally by solar heat with which he has been experimenting for the last decade.

Of course he still, as always, has an open door where students and associates go to him for advice on their problems and inevitably leave in a much happier frame of mind.

III. List of Dr F. E. J. Fry's Publications

1. Dymond, J. R., and F. E. J. Fry. 1932. Notes on the breeding habits of the green snake (*Liopeltis vernalis*). Copeia 2: 102 p.
2. Fry, F. E. J. 1937. The summer migration of the cisco, *Leucichthys artedi* (Le Sueur) in Lake Nipissing, Ontario. Univ. Toronto Stud. Biol. Ser. 44, Publ. Ont. Fish. Res. Lab. 55:1–91.
3. Fry, F. E. J., and W. A. Kennedy. 1937. Report on the 1936 lake trout investigation, Lake Opeongo, Ontario. Univ. Toronto Stud. Biol. Ser. 42, Publ. Ont. Fish. Res. Lab. 54: 1–120.
4. Fry, F. E. J., E. C. Black, and P. F. Elson. 1937. A note on the effect of the increased carbon dioxide content of water on the buoyancy of the anaesthetized guppy, *Lebistes reticulatus* (Peters). Abstr. Trans. R. Soc. Can. May Meeting: 52 p.
5. Fry, F. E. J., E. C. Black, and L. Irving. 1938. The effect of CO_2 in water upon respiration of fish. Science 88: 502 p.
6. Fry, F. E. J. 1939. A comparative study of Lake trout fisheries in Algonquin Park, Ontario. Univ. Toronto Stud. Biol. Ser. 46, Publ. Ont. Fish. Res. Lab. 58: 1–69.
7. 1939. The position of fish and other higher animals in the economy of lakes. Am. Assoc. Adv. Sci. 10: 132–142.
8. 1939. The influence of carbon dioxide on the utilization of oxygen by certain species of fish in the Toronto region. Am. J. Physiol. 126: 497–498.
9. Fry, F. E. J., J. R. Brett, and G. H. Clawson. 1942. Lethal limits of temperature for young goldfish. Rev. Can. Biol. 1: 50–56.
10. Harkness, W. J. K., and F. E. J. Fry. 1942. Game fish management in Algonquin Park Lakes. Trans. North Am. Wildl. Conf. 7: 398–404.
11. Fry, F. E. J. 1943. A method for the calculation of the growth of fishes from scale measurements. Univ. Toronto Stud. Biol. Ser. 51, Publ. Ont. Fish. Res. Lab. 61: 5–18.
12. Fry, F. E. J., J. S. Hart, and K. F. Walker. 1946. Lethal temperature relations for a sample of young speckled trout (*Salvelinus fontinalis*). Univ. Toronto Stud. Biol. Ser. 54, Publ. Ont. Fish. Res. Lab. 66: 1–47.
13. Cuerrier, J. P., F. E. J. Fry, and G. Prefontaine. 1946. Liste preliminaire des poissons de la region de Montreal et du Lac Saint-Pierre. Nat. Can. 73: 17–32.
14. Fry, F. E. J., V. S. Black, and Edgar C. Black. 1947. Influence of temperature on the asphyxiation of young goldfish (*Carassius auratus* L.) under various tensions of oxygen and carbon dioxide. Biol. Bull. 92: 217–224.

15. FRY, F. E. J. 1947. The South Bay experiment. Sylva 3: 15–25.
16. 1947. Effects of the environment on animal activity. Univ. Toronto Stud. Biol. Ser. 55, Publ. Ont. Fish. Res. Lab. 68: 1–62.
17. FRY, F. E. J., AND J. S. HART. 1948. The relation of temperature to oxygen consumption in the goldfish. Biol. Bull. 94: 66–67.
18. FRY, F. E. J., AND V. . CHAPMAN. 1948. The lake trout fishery in Algonquin Park from 1936 to 1945. Trans. Am. Fish. Soc. 75: 19–35.
19. FRY, F. E. J., AND J. S. HART. 1948. Cruising speed of goldfish in relation to water temperature. J. Fish. Res. Board Can. 7: 169–175.
20. FRY. F. E. J. 1949. Lake trout in our inland waters. Sylva 5:3–13.
21. FRY, F. E. J., A. C. BURTON, AND O. G. EDHOLM. 1949. A simple gas analyser. Can. J. Res. 27: 188–194.
22. FRY, F. E. J. 1949. Statistics of a lake trout fishery. Biometrics 5: 27–67.
23. 1950. A splashless tank for transporting fish. Can. Fish Cult. 10: 1–2.
24. 1951. Some temperature relations of fish. Fed. Proc., Am. Soc. Exp. Biol. 10: 46 p.
25. 1951. Some environment relations of the speckled trout (*Salvelinus fontinalis*). Proc. Northeast. Atl. Fish. Conf. p. 1–29.
26. 1951. A fractionating column to provide water of various dissolved oxygen content. Can. J. Technol. 29: 144–146.
27. 1952. The role of research in fisheries management in Ontario from the research point of view. Can. Fish Cult. 12: 20–21.
28. RUTTNER, F. 1952. Fundamentals of limnology. (Translated by F. E. J. Fry and D. G. Frey) University of Toronto Press, Toronto, Ont. p. 1–108.
29. FRY, F. E. J. 1953. The 1949 year class of lake trout in south Bay, Lake Huron. Trans. Am. Fish. Soc. 82: 178–192.
30. FRY, F. E. J., AND M. B. GIBSON. 1953. Lethal temperature experiments with speckled trout × lake trout hybrids. J. Hered. 44: 56–57.
31. GIBSON, E. S., and F. E. J. FRY. 1954. The performance of the lake trout, *Salvelinus namaycush*, at various levels of temperature and oxygen pressure. Can. J. Zool. 32: 252–260.
32. BLACK, E. C., F. E. J. FRY, AND V. S. BLACK. 1954. The influence of carbon dioxide on the utilization of oxygen by some freshwater fish. Can. J. Zool. 32: 408–420.
33. FRY, F. E. J. 1956. Movements of drift cards in Georgian Bay in 1953. J. Fish. Res. Board Can. 13: 1–5.
34. FRY, F. E. J., and K. E. F. WATT. 1957. Yields of year classes of the smallmouth bass hatched in the decade of 1940 in Manitoulin Island waters. Trans. Am. Fish. Soc. 85: 136–143.
35. FRY, F. E. J. 1957. The aquatic respiration of fish, p. 1–63. *In* M. E. Brown [ed.] The physiology of fishes I. Academic Press, Inc., New York, N.Y.
36. 1957. The lethal temperature as a tool in taxonomy. Annee Biol. 33: 205–219.
37. 1958. Temperature compensation. Annu. Rev. Physiol. 20: 207–224.
38. FRY, F. E. J., AND J. C. BUDD. 1958. The survival of yearling lake trout planted in South Bay, Lake Huron. Can. Fish Cult. 23: 1–9.
39. GARSIDE, E. T., and F. E. J. FRY. 1959. A possible relationship between yolk size and differentiation in trout embryos. Can. J. Zool. 37: 383–386.
40. FRY, F. E. J. 1959. The oxygen requirements of fish. U.S. Public Health Serv., R. A. Taft, Sanit. Eng. Cent., Tech. Dep. W60-3: 106–109.
41. 1960. Requirements for the aquatic habitat. Pulp Paper Mag. Can. Tech. Sect., Feb.: 3–8.
42. BUDD, J. C., AND F. E. J. FRY. 1960. Further observations on the survival of yearling lake trout planted in South Bay, Lake Huron. Can. Fish Cult. 26: 7–13.
43. FRY, F. E. J., D. CUCIN, J. C. KENNEDY, and A. PAPSON. 1960. The use of lead versenate to place a time mark on fish scales. Trans. Am. Fish. Soc. 89: 149–153.

44. McCombie, A. M., and F. E. J. Fry. 1960. Selectivity of gill nets for lake whitefish, *Coregonus clupeaformis*. Trans. Am. Fish. Soc. 89: 176–184.
45. Fry, F. E. J., and K. S. Norris. 1962. The transportation of live fish, p. 595–608. *In* G. Borgstrom [ed.] Fish as food. Academic Press, Inc., New York and London.
46. Fry, F. E. J., and V. Legendre. 1963. Ontario and Quebec, p. 487–519. *In* D. G. Frey [ed.] Limnology in North America. Wisconsin University Press, Madison, Wis.
47. Arai, M. N., E. T. Cox, and F. E. J. Fry. 1963. An effect of dilutions of seawater on the lethal temperature of the guppy. Can. J. Zool. 41: 1011–1015.
48. Fry, F. E. J. 1964. Animals in aquatic environments: fishes, p. 715–728. *In* D. B. Dill [ed.] Handbook of physiology. 4: adaptation to the environment. Am. Physiol. Soc., Washington.
49. ———— 1967. Responses of vertebrate poikilotherms to temperature, p. 375–409. *In* A. H. Rose [ed.] Thermobiology. Academic Press, Inc., London.
50. Anderson, D. V., and F. E. J. Fry. 1967. The thermal regime of Georgian Bay (1953, 1954). Ont. Dep. Lands For. Res. Rep. 80: 32 p.
51. Budd, J. C., F. E. J. Fry, and J. B. Smith. 1968. Survival of marked lake trout in Lake Manitou, Manitoulin Island, Ontario. J. Fish. Res. Board Can.. 25: 2257–2268.
52. Budd, J. C., F. E. J. Fry, and P. S. M. Pearlstone. 1969. Final observations on the survival of planted lake trout in South Bay, Lake Huron. J. Fish. Res. Board Can. 26: 2413–2424.
53. Fry, F. E. J. 1969. Some possible physiological stresses induced by eutrophication, p. 531–536. *In* Eutrophication: causes, consequences, correctives. Nat. Acad. Sci., Washington, D.C.
54. Stevens, E. D., and F. E. J. Fry. 1970. The rate of thermal exchange in a teleost, *Tilapia mossambica*. Can. J. Zool. 48: 221–226.
55. Fry, F. E. J., and P. W. Hochachka. 1970. Fish, p. 79–134. *In* G. C. Whittow [ed.] Comparative physiology of thermoregulation. Vol. 1. Academic Press, Inc., New York, N.Y.
56. Fry, F. E. J., and E. T. Cox. 1970. A relation of size to swimming speed in rainbow trout. J. Fish. Res. Board Can. 27: 976–978.
57. Stevens, E. D., and F. E. J. Fry. 1971. Brain and muscle temperatures in ocean caught and captive skipjack tuna. Comp. Biochem. Physiol. 38: 203–211.
58. Fry, F. E. J. 1971. The effect of environmental factors on the physiology of fish, p. 1–98. *In* W. S. Hoar and D. J. Randall [ed.] Fish physiology. Vol. VI. Academic Press, New York, N.Y.
59. Martin, N. V., and F. E. J. Fry. 1972. Lake Opeongo: Effects of exploitation and introductions on the salmonid community. J. Fish. Res. Board Can. 29: 795–805.
60. Stevens, E. D., and F. E. J. Fry. 1972. The effect of changes in ambient temperature on spontaneous activity in skipjack tuna. Comp. Biochem. Physiol. 42: 803–805.
61. Fry, F. E. J. 1972. Thermal facilitation and thermal stress, p. 5–19. *In* Thermal discharge engineering and ecology. Thermo-Fluids conference, Dec. 4–7, 1972. Inst. Eng., Sydney, Australia.
62. Martin, N. V., and F. E. J. Fry. 1973. Lake Opeongo. The ecology of the fish community and of man's effect on it. Great Lakes Fish. Comm. Tech. Rep. 24: 34 p.
63. Fry, F. E. J. 1973. Book review of: Biological aspects of thermal pollution by P. A. Krenkel and F. L. Parker [ed.] 1969. Vanderbilt University Press, Nashville, Tenn. 407 p. Can. Field Nat. 87: 205.
64. Stevens, E. D., and F. E. J. Fry. 1974. Heat transfer and body temperatures in non-regulatory teleosts. Can. J. Zool. 1137–1143.

IV. Graduate Students of F. E. J. Fry

Alderdice, D. F.
*Ayles, G. B.
Armstrong, J. J.
Basu, S. P.
Beamish, F. W. H.
Brograd, L.
Brett, J. R.
Coble, D. W.
Craigie, D. E.
Evans, D. O.
Everest, G. L.
Fahmy, F. K.
Ferguson, R. G.
Fraser, J. M.
Garside, E. T.
Gibson, M. B.
Graham, J. J.
Graham, J. M.
Griffiths, J. S.
Hallam, J. C.
Hart, J. S.
Henderson, N. E.
**Hurley, G. V.
Ihssen, P. O. E.
Job, S. V.
Kennedy, W. A.
Kutty, M. N.
***Lawler, G. H.
Lin, E. C.
K. H. Loftus
Martin, N. V.
Martin, W. R.
McCauley, R. W.
***McCracken, F. D.
Meth, F. F.
Muir, B. S.
Neil, J. H.
Payne, N. R.
Rao, G. M. M.
Sale, P. F.
Saunders, R. L.
Shepard, M. P.
Spangler, G. R.
Tait, J. S.
Tyler, A. V.
Wainio, A.
White, W. J.

*with Dr L. Butler
**with Dr H. A. Regier
***after J. R. Dymond

LIST OF PARTICIPANTS

Dr D. F. Alderdice
Department of the Environment
Nanaimo, British Columbia

Mr A. H. Berst
Ministry of Natural Resources
Maple, Ontario

Dr J. R. Brett
Department of the Environment
Nanaimo, British Columbia

Mr W. J. Christie
Ministry of Natural Resources
Glenora, Ontario

Mr D. Cucin
Ministry of Natural Resources
Maple, Ontario

Dr L. M. Dickie
Dalhousie University
Halifax, Nova Scotia

Dr D. Evans
University of Toronto
Toronto, Ontario

Mr J. M. Fraser
Ministry of Natural Resources
Maple, Ontario

Dr F. E. J. Fry
University of Toronto
Toronto, Ontario

Dr S. Griffith
University of Toronto
Toronto, Ontario

Dr J. C. Hallam
Ontario Science Centre
Toronto, Ontario

Dr H. H. Harvey
University of Toronto
Toronto, Ontario

Dr N. E. Henderson
University of Calgary
Calgary, Alberta

Dr P. Ihssen
Ministry of Natural Resources
Maple, Ontario

Mr K. K. Irizawa
Ministry of Natural Resources
Toronto, Ontario

Dr S. R. Kerr
Ministry of Natural Resources
Maple, Ontario

Mr A. H. Lawrie
Ministry of Natural Resources
Maple, Ontario

Mr K. H. Loftus
Ministry of Natural Resources
Toronto, Ontario

Dr R. W. McCauley
Wilfred Laurier University
Waterloo, Ontario

Dr J. MacLean
Ministry of Natural Resources
Maple, Ontario

Mr N. V. Martin
Ministry of Natural Resources
Maple, Ontario

Dr W. R. Martin
Department of the Environment
Hull, Quebec

Dr B. S. Muir
Department of the Environment
Dartmouth, Nova Scotia

Dr H. A. Regier
University of Toronto
Toronto, Ontario

Mr J. D. Roseborough
Ministry of Natural Resources
Maple, Ontario

Mr R. A. Ryder
Ministry of Natural Resources
Thunder Bay, Ontario

Dr R. L. Saunders
Department of the Environment
St. Andrews, New Brunswick

Dr G. R. Spangler
Ministry of Natural Resources
South Baymouth, Ontario

Dr J. B. Sprague
University of Guelph
Guelph, Ontario

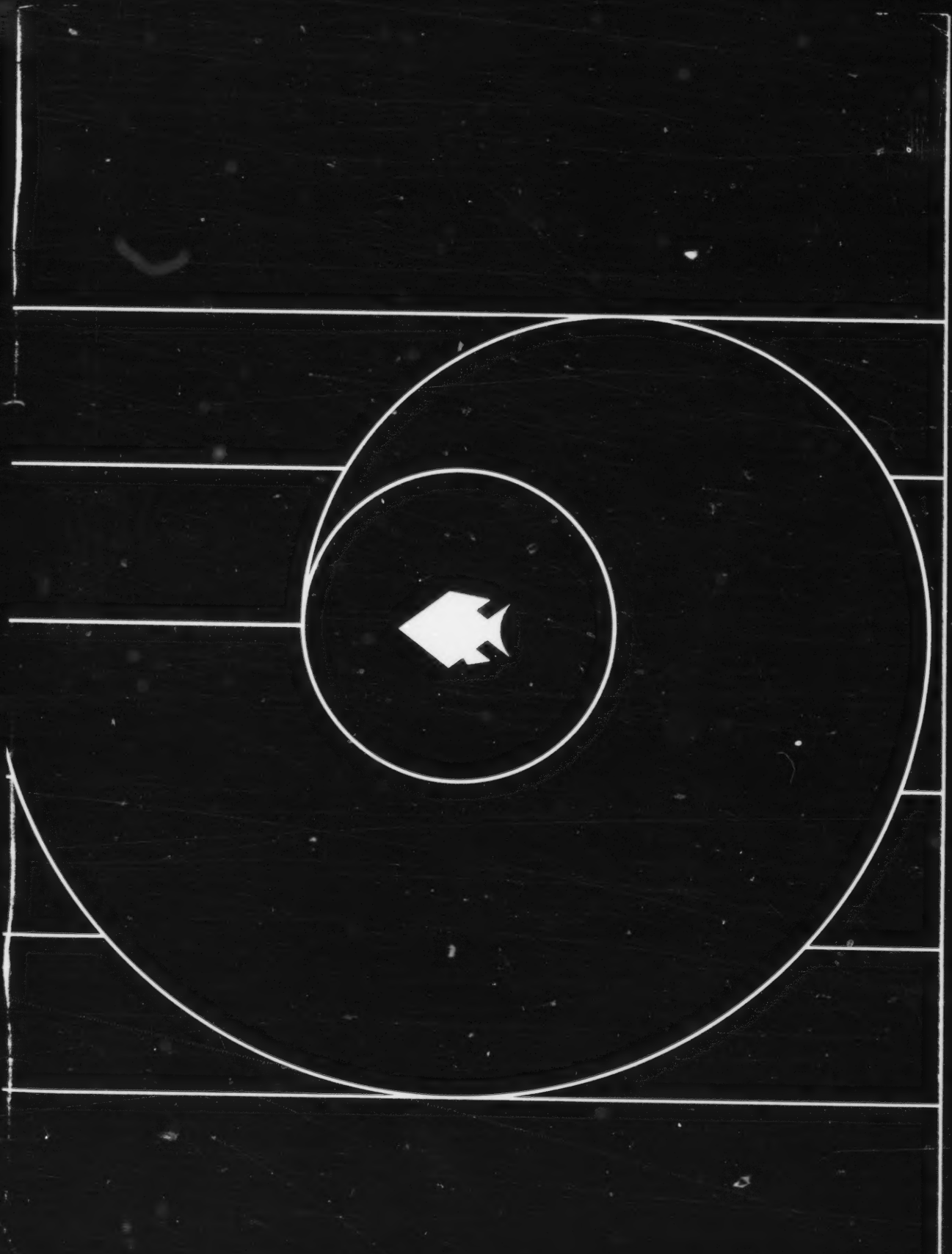
Dr W. M. Sprules
Ottawa, Ontario

Dr D. Stevens
University of Hawaii
Honolulu, Hawaii

Dr J. S. Tait
York University
Downsview, Ontario

Dr A. V. Tyler
Oregon State University
Newport, Oregon

Dr Fry during the discussions. (Photograph by S. Griffith.)



La série de Rapports de l'Office des recherches sur les pêcheries du Canada comprend des comptes rendus d'études et de symposiums et des rapports spéciaux.

Rapport n° 1 — (The Way Ahead) Colloque marquant le 75e anniversaire de l'Office des recherches sur les pêcheries du Canada.

Rapport n° 2 — L'Office des recherches sur les pêcheries du Canada — soixante-quinze années de réalisation. Par W. E. Ricker.

Rapport n° 3 — Science pour les pêches canadiennes dans les mers du plateau continental Par H. A. Regier et F. D. McCraken.

Rapport n° 4 — Océanographic biologique au Canada : Perspective et revue. Par T. R. Parsons.

Publié par

Environnement Canada
Service des pêches et des sciences de la mer

Published by

Environment Canada
Fisheries and Marine Service

Bureau du Rédacteur
116 Lisgar, Ottawa K1A 0H3

Office of the Editor

Prix: Canada: $3.00
Autres pays: $3.60
Prix sujet à changement sans avis préalable
N° de réquisition: KF 801-6-0269
N° de catalogue: Fs 87-10/5
Love Printing Service Limitée

RAPPORT DE L'ORP

Natura Naturans : Un colloque sur le paradigme de Fry[1, 2]

Comptes rendus d'un colloque tenu au Harkness Laboratory of Fisheries Research, parc Algonquin, Ontario, du 8 au 10 octobre 1974, en l'honneur de M. le professeur F. E. J. Fry, M.B.E., M.A., Ph.D., D.Sc., F.R.S.C.

PUBLIÉ SOUS LA DIRECTION DE S. R. KERR ET A. H. LAWRIE

Ontario Ministry of Natural Resources, Maple, Ont.

Table des matières

2 INTRODUCTION

2 ARTICLES CHOISIS
3 Quelques concepts et descriptions de tolérance physiologique: courbes taux-température de poïkilothermes comme transversales de surface de réponse **D. F. Alderdice**
11 Sphère de métabolisme et de croissance du saumon nerka, *Oncorhynchus nerka*, et certaines relations énergétiques **J. R. Brett**
17 Prédation, rendement et efficacité écologique dans les chaînes alimentaires aquatiques **L. M. Dickie**
20 Croisements sélectifs et hybridation dans la gestion des pêches **P. Ihssen**
25 Approche nouvelle à la gestion des pêches et rôle de F. E. J. Fry dans son développement **K. H. Loftus**
30 Établissement du contrôle de la lamproie marine **W. M. Sprules**
33 L'analyse écologique et le paradigme de Fry *Commentaires* **S. R. Kerr**

41 EXTRAITS CHOISIS DES DISCUSSIONS DU COLLOQUE

43 REMERCIEMENTS

44 PROFIL DE F. E. J. FRY

48 LISTE DES PARTICIPANTS

[1]Version française de « Perspectives », publié dans le *Journal de l'Office des recherches sur les pêcheries du Canada*, 1976, 33(2): 297–345.

[2]Le présent rapport a été préparé, sous contrat, à la demande de l'Office des recherches sur les pêcheries du Canada qui ne partage pas nécessairement le point de vue de l'auteur.

Introduction

Les progrès substantiels réalisés dans toute discipline scientifique sont essentiellement et inévitablement une expression de la créativité personnelle. L'histoire de la science abonde en exemples d'individus qui, quelles que soient les vicissitudes de ce qui passait pour une « politique de science » dans leur temps, eurent une grande influence sur le développement de leur science.

Une « bonne » science est donc une activité intensément personnelle sans être nécessairement solitaire. En vérité, si l'individu, en plus d'être créateur, offre suffisamment de stimulus, de direction et de magnétisme personnel pour orienter et canaliser les activités de ses étudiants et de ses collègues, il peut en résulter une école ou un mouvement scientifique nouveau.

Le « Weltanschauung » que procure un tel individu créateur, s'il est suffisamment radical et complet, peut constituer un point de vue conceptuel, ou paradigme dans le sens général que lui donne Thomas Kuhn (1970) : une réorientation de l'activité qui détermine le cours de la « science conventionnelle » qui en est le contrecoup.

Les comptes rendus qui suivent reflètent un effort collectif visant à définir et à détailler la substance d'un tel paradigme. Ce sont les comptes rendus d'un colloque tenu vers la fin de 1974, et dont le thème était le paradigme de Fry : la perspective conceptuelle donnée à la science écologique par F. E. J. Fry. Le motif, ou le prétexte du colloque était la prise de retraite officielle de M. Fry du Département de zoologie de l'Université de Toronto. À en juger par les activités et les engagements subséquents de M. Fry, cette prise de retraite, heureusement, a été quelque chose de hautement illusoire et de peu d'importance pour le moment (voir Profil).

Le titre du colloque, « Natura Naturans » (littéralement, « la nature naturant »), a été emprunté des philosophes médiévaux, qui ont employé le terme pour signifier une appréciation intégrale de la nature dans toute sa complexité. Comme le démontrent ces comptes rendus, le choix est approprié.

Bien qu'ayant l'aspect d'un « Festschrift », ces comptes rendus, nous l'espérons, sont un peu plus que la collection habituelle de contributions relativement disjointes présentées par des disciples et des collègues. On a fait un effort délibéré, par le biais d'invitations transmises à des contributeurs représentatifs, en vue de capturer les points essentiels du paradigme de Fry dans ses nombreuses réalisations en autécologie, synécologie, écologie appliquée et philosophie de la science. Ceux qui ont eu la bonne fortune de participer au colloque ne doutent pas de son immense réussite. Le milieu physique du Laboratoire Harkness et le milieu intellectuel fourni par les participants en ont assuré le succès. Il est moins certain cependant que l'expérience vécue par ceux qui ont assisté au colloque puisse être comprimée et capturée de façon adéquate dans des écrits.

Il est bon de décrire ici brièvement le format du colloque. Les organisateurs se sont trouvés a priori devant un dilemne. Il s'agissait de réunir un petit groupe représentatif d'associés de Fry dans un décor simple qui favoriserait une discussion libre sur une série de thèmes vaguement structurés. Étant donné l'ampleur de l'influence de M. Fry sur les présentes générations de chercheurs en science aquatique, le choix des participants n'a pas été une tâche facile: la liste des invités était en fait hautement arbitraire, sauf que chaque catégorie et génération couvrant les principaux intérêts scientifiques de Fry étaient représentées par au moins une personne. Il n'était pas facile non plus de choisir une série de thèmes de discussion qui aurait capturé de façon adéquate les attributs variés d'une campagne scientifique à plusieurs facettes dans les contraintes d'un format de colloque.

On a demandé aux divers contributeurs de bien vouloir soit présenter un article succinct décrivant les contributions de M. Fry à un thème particulier soit, alternativement, de participer à la discussion sur un ou plusieurs thèmes. Ceux qui devaient présenter un travail n'ont pas été soumis à la contrainte d'une publication subséquence : mais on a reconnu le fait qu'au moins quelques-uns des articles seraient publiés. On a offert à ces contributeurs d'inclure leur article dans les présents comptes rendus. Les articles qui suivent sont donc un échantillon, incomplet mais représentatif, des portions plus formelles des comptes rendus.

La discussion a été enregistrée sur bandes magnétiques. Quelques portions particulièrement intéressantes de cet enrégistrement, énoncées en grande partie par M. Fry, ont été remaniées quelque peu, mais en général reproduites verbatim plus bas. Les bandes elles-mêmes ont été déposées dans la bibliothèque de recherche de l'Ontario Ministry of Natural Resources.

Articles choisis

Les divers travaux présentés au colloque étaient tous de haute qualité. Le seul critère dans le choix des articles pour publication a été un contenu suffisamment nouveau pour s'adresser à un auditoire général : entièrement une réflexion des contraintes imposées aux auteurs par le comité d'organisation. Le choix n'indique en aucune façon que les articles publiés ici étaient les « meilleurs » du colloque. Il indique plutôt qu'ils contenaient davantage de vues nouvelles pouvant être adéquatement transmises dans un résumé des comptes rendus.

Pour comprendre le paradigme de Fry, il est essentiel de connaître les influences d'organismes externes sur les réponses fonctionnelles d'entités biologiques. Les articles d'Alderdice, de Brett et de Dickie portent

sur différents aspects de ce thème central. Ensemble, ces trois articles illustrent les effets répandus des problèmes théoriques décrits en détail pour la première fois dans la monographie bien connue de Fry de 1947 « Effects of the environment on animal activity ».

D'une façon moins évidente peut-être, les processus internes fondamentaux qui sont à la base de la réponse des organismes aux facteurs externes sont également au centre du paradigme de Fry. Les processus génétiques réglant de telles réponses sont, sous ce rapport, les plus importants de tous. L'article d'Ihssen représente cette composante du paradigme. Le travail de M. Ihssen n'est pas tout à fait conforme au critère du directeur de la publication pour être inclu ici, en ce sens que le matériel qu'il passe en revue n'est pas nouveau pour la science: il est cependant en général nouveau pour la majorité des lecteurs qui ne sont pas au courant des récentes théories en génétique des populations et il illustre admirablement cette importante dimension des intérêts de M. Fry.

Tous ceux qui le connaissent sont bien au fait du penchant de M. Fry pour le pratique. Que ce soit sous forme d'un appareil à respiration d'oxygène, de serres en plastique, d'énergie solaire ou, chose moins surprenante, de mesures de gestion des ressources halieutiques, le paradigme de Fry a été réalisé d'une multitude de façons pratiques (et d'un nombre équivalent de choses qui se sont avérées non pratiques — telle est la ressource bien connue de cet homme!) Les articles de Loftus et de Sprules réflètent deux aspects substantiels (et utilitaires) du paradigme.

Jusqu'ici, « paradigme de Fry » a été mentionné comme s'il s'agissait de quelque chose aussi clairement défini que, disons, la « zone de tolérance thermique ». Il n'en est pas ainsi. Comme tout autre phénomène complexe, il ne se présente pas non plus avec la facilité et la clarté de quelque aphorisme convenable. Il est aussi difficile de l'atteindre que toute autre chose de valeur. Le dernier article, celui de Kerr, essaye de nous en donner un faible aperçu. Plus importante que l'article lui-même est la réponse qu'il suscita de M. Fry, réponse reproduite sous une forme légèrement remaniée à la suite de l'article.

Quelques concepts et descriptions de tolérance physiologique: courbes taux–température de poïkilothermes comme transversales de surfaces de réponse[1]

D. F. ALDERDICE

Ministère de l'Environnement, Service des pêches et des sciences de la mer, Station biologique du Pacifique, Nanaïmo, C.-B.

ALDERDICE, D. F. 1976. Quelques concepts et descriptions de tolérance physiologique: courbes taux-température de poïkilothermes comme transversales de surfaces de réponse. FRB Report No. 5: 3–11.

Les courbes de taux de Pretch peuvent être considérées comme des transversales à travers une surface de taux comprise dans les limites d'un polygone de température de Fry. Les variations de capacité métabolique ou active, dans les limites du polygone de tolérance, se rapprochent des variations de capacité dans la gamme normale de température de Pretch. Les adaptations de résistance de Pretch sont une conséquence du changement de capacité se produisant dans la zone de résistance de Fry.

On suppose que l'axe du point de tour des courbes de Pretch est analogue à l'axe de taux maximal à des températures aiguës (axe de température d'essai), utilisant une surface d'activité comme modèle. On suggère un parallélisme entre cet axe et la limite supérieure de température de début des mortalités dans les cas où cette limite est inconnue.

Dans une comparaison conventionnelle des taux chez des individus adaptés au froid et à la chaleur, les types de compensation de Pretch peuvent dépendre de la nature de la surface de capacité et du choix des températures d'acclimatation. Les adaptations raisonnables et paradoxales de résistance reflètent les caractéristiques de la surface de capacité, en particulier l'axe du point de tour, en rapport avec les axes de mesure de la température d'acclimatation et de la température aiguë. Les adaptations de résistance semblent directement liées à la direction des frontières marquant le début des mortalités sur une surface de taux. Une meilleure compréhension des surfaces de capacité exige probablement un minimum de cinq transversales à travers une surface, plutôt que les deux ordinairement tracées lors de comparaisons entre des individus adaptés à la chaleur et au froid.

Dans des études de ce genre, les mesures de réponse aiguë, pour être significatives, présupposent une bonne compréhension de la nature et de l'évolution dans le temps de l'acclimatation thermique,

[1]Cet article fait partie des comptes rendus d'un colloque tenu au Harkness Laboratory of Fisheries Research, parc Algonquin, Ontario, en octobre 1974, en l'honneur de M. le professeur F. E. J. Fry, M.B.E., M.A., Ph.D., D.Sc., F.R.S.C.

et des biais inhérents à une réponse provoquée par d'autres composantes, également dépendantes de la température, de la demande métabolique. L'auteur fait ressortir le besoin d'une distinction quantitative entre la résistance et la tolérance thermique dans les cellules et les microorganismes, équivalant aux frontières de température de début des mortalités de Fry. De telles déterminations exigent avant tout qu'on ne confonde pas niveau de température et temps d'exposition.

ALDERDICE, D. F. 1976. Some concepts and descriptions of physiological tolerance: rate–temperature curves of poikilotherms as transects of response surfaces. FRB Report 5: 3–11.

Precht rate curves may be considered as transects across a rate surface bounded by a Fry temperature polygon. Changes in metabolic or active capacity within the tolerance polygon approximate capacity changes within Precht's normal range of temperatures. Precht's resistance adaptations are consequences of change in capacity occuring in the zone of resistance of Fry.

The turning-point axis of Precht rate curves is assumed analogous to the axis of maximum rate at acute temperatures (test-temperature axis), using an activity surface as a model. Parallelism is suggested between this axis and the upper incipient lethal temperature boundary where the latter may be unknown.

In the standard comparison of cold-adapted and warm-adapted rates, Precht compensation types can depend on the nature of the capacity surface and on the choice of acclimation temperatures. Reasonable and paradoxical resistance adaptations reflect characteristics of the capacity surface, in particular the turning-point axis, in relation to the acclimation and acute temperature axes of measurement. Resistance adaptations appear directly related to the course of the incipient lethal boundaries on a rate surface. Further understanding of capacity surfaces probably requires that a minimum of five transects be made across a surface, rather than the two generally made for warm-adapted and cold-adapted comparisons.

In such studies, meaningful measures of acute response require extended understanding of the nature and time course of thermal acclimation, and of the potential biases embedded in a response arising from other temperature-dependent compartments of metabolic demand. The need is demonstrated for a quantitative distinction between thermal resistance and tolerance in cells and microorganisms, equivalent to the incipient lethal temperature boundaries of Fry. Such determinations, above all, require that temperature level and exposure time not be confounded.

Dans une récente revue (Alderdice 1972, p.1673 et seq.), nous avons examiné les concepts d'adaptation à la température chez les poïkilothermes, développés par Fry (Fry 1947, 1971; Fry et Hochachka 1970) et par Precht (Precht 1949, 1958, 1964, 1968; Christophersen et Precht 1953; Christophersen 1967), en relation avec une analyse de surfaces de réponse. Des deux écoles, celle de Fry et de ses cochercheurs s'est occupée surtout des réponses d'organismes intacts. Precht et ses collègues ont travaillé principalement sur les réponses métaboliques d'organes, de tissus, de cellules et de microrganismes. Les deux écoles ont ceci de commun qu'elles ont étudié le métabolisme respiratoire tel qu'influencé par la température.

Tels que définis et décrits, les deux concepts semblent superficiellement distincts. Cependant, si on les examine de plus près, on se rend compte qu'ils sont fondés sur le même stratagème. Cet article veut mettre l'accent sur le stratagème en passant en revue les ressemblances et les apparentes différences entre les deux concepts, de même que les problèmes d'interprétation communs aux deux.

Aspects fondamentaux et définitions

Les poïkilothermes sont essentiellement conformistes quant à la température; la température règle le taux des réactions biochimiques, donc le taux métabolique, et de là les activités réglées par les effets de la température sur le métabolisme. On appelle *métabolisme* la somme des réactions procurant l'énergie que l'organisme utilise, et *activités* ce que fait l'organisme avec l'énergie découlant du métabolisme (Fry 1971). Le métabolisme, par tradition, est mesuré en termes de consommation d'oxygène. Par ailleurs, la performance locomotrice est une activité communément mesurée.

Cependant, la distinction entre métabolisme et activité est souvent imprécise, ce qui cause des problèmes d'interprétation. Les battements de coeur et la respiration ont souvent servi à déterminer le taux métabolique. Si le métabolisme est confiné aux paliers cellulaire et subcellulaire, les battements de coeur et la respiration sont alors associés au transport et à la livraison des composantes des processus métaboliques et de l'énergie qui en découle. Néanmoins, on peut se servir d'activités de cette nature pour estimer le métabolisme total, tout en reconnaissant que les divers compartiments contribuant au tout peuvent ne pas être strictement comparables d'un organisme ou d'une situation à l'autre.

On s'est préoccupé davantage, en ces dernières années, de déterminer la contribution des divers processus biologiques à l'utilisation de l'énergie. Ces processus impliquent des activités plus subtiles, telles que croissance, respiration, activités au hasard,

excrétion, digestion, régulation ionique et osmorégulation. Chez des organismes supérieurs intacts, le métabolisme et l'activité peuvent tous deux être affectés par la fonction du système nerveux central (e.g. métabolisme d'excitation) et par des influences hormonales (e.g. effets saisonniers). Plusieurs de ces activités peuvent affecter les taux mesurés dans les tissus, les cellules et les microrganismes, de même que chez les organismes supérieurs. Leur contrôle, comme variables, conduit à des descriptions plus exactes des processus de taux mesurés. Fry et Hochachka (1970, fig. 4) font la distinction entre métabolisme *normal, routinier* et *actif*, là où existe une mesure de contrôle sur l'activité locomotrice et spontanée, et le métabolisme d'excitation.

Les poïkilothermes, en général, modifient leurs fonctions de taux en réponse aux changements de température. La chronologie du changement dans la réponse peut présenter trois phases. Il peut y avoir une réaction sensorielle ou de choc immédiate impliquant des *surdépassements* ou des *sous-dépassements* de taux, dont la durée se mesure en minutes (Grainger 1958, 1960). Suivra une période de taux modifié et essentiellement stabilisé, dont la durée se mesurerait en heures. Par la suite, il peut se produire un lent changement jusqu'à ce qu'un nouvel équilibre soit atteint après une période de jours ou de semaines (Prosser 1958). On appliquera à ce processus plus ou moins indifféremment les termes adaptation et acclimatation. L'*adaptation* peut être considérée comme la modification, ayant une valeur de survie, de la réponse d'un organisme dans un environnement qui a changé (Prosser 1958). L'*acclimatation* peut être considérée comme le processus selon lequel un nouvel état d'équilibre des fonctions de taux est atteint après un changement dans l'environnement. En termes soit d'activité soit de métabolisme, quand une réponse est mesurée durant la phase temporaire de stabilisation des taux, les taux sont qualifiés d'*aigus*, c'est-à-dire qu'ils ont été obtenus avant que l'organisme ait pu s'acclimater à un nouveau palier de conditions du milieu.

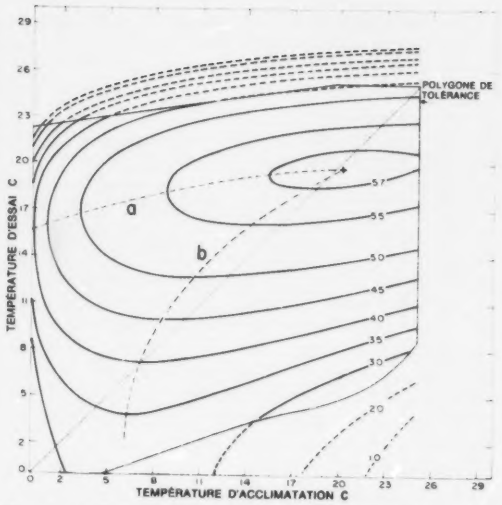


FIG. 1. Influence de la température d'acclimatation sur la vitesse de nage critique de jeunes saumons coho (*Oncorhynchus kisutch*), mesurée en phase aiguë à diverses températures. Les isoplèthes de vitesse de nage (longueurs de poisson/seconde) sont indiquées à l'intérieur du polygone de tolérance tel que défini par Brett (1952). Les vitesses de nage maximums calculées se trouvent sur des « arêtes » sur la surface, en rapport avec (a) la température d'essai ou aiguë (arête de la température d'essai) et (b) la température d'acclimatation. Les deux arêtes convergent vers un point de vitesse de nage maximum ultime au centre de la surface. La diagonale joint les mêmes températures d'acclimatation et d'essai. Les lignes pointillées indiquent les isoplèthes de vitesse de nage calculée dans la zone de résistance (Griffiths et Alderdice 1972).

LE CONCEPT DE FRY

Fry (1971) a classifié les facteurs de l'environnement suivant leurs influences létales, contrôlantes, limitantes, masquantes et directrices. Nos commentaires se limiteront aux trois premières de ces classes. Reprenant la distinction entre métabolisme et activité, nous supposons que la température agit comme facteur *létal* principalement en déréglant un métabolisme intégré. Le polygone de *tolérance de température* (Fry et al. 1942) permet de distinguer quantitativement entre *tolérance thermique* et *résistance thermique*. Il renferme ces combinaisons de l'expérience de températures aiguës et d'acclimatation qu'un organisme peut tolérer indéfiniment (fig. 1). Inversement, en dehors des limites du polygone de tolérance, l'expérience de températures seule est finalement létale. Les limites de la *zone de tolérance* sont formées par les températures *supérieures* et *inférieures des mortalités naissantes*. Dans la *zone de résistance*, la survie est donc fonction du degré de température et de la durée d'exposition; c'est-à-dire, le *temps effectif* est la durée de l'exposition, à une température donnée dans la zone de résistance, requise pour produire l'effet létal.

Les taux d'activité, mesurés en phase aiguë, peuvent atteindre un maximum dans les limites de la zone de tolérance. Par exemple, les vitesses de nage critiques (maximum soutenu estimé) de jeunes saumons coho (Griffiths et Alderdice 1972) augmentent le long de deux arêtes de température qui culminent en un centre pour atteindre une vitesse de nage critique maximum aux alentours de 20 C (fig. 1). Sur une transversale quelconque de température d'acclimatation choisie sur la surface de performance, dans les limites du polygone de tolérance, la nage atteint un taux maximum sur l'arête supérieure (a). Au-dessous de l'arête, le rôle

de la température semble en être un de contrôle, réglant l'apport des métabolites et, par voie de conséquence, la disponibilité d'énergie pour l'activité. Au-dessus de l'arête, la performance diminue, ce qui donne à croire que l'activité est de plus en plus dominée par un facteur limitant telle la diminution progressive de la provision d'oxygène.

D'autre part, les déterminations en phase aiguë du taux métabolique présentent d'autres problèmes. Chez les organismes supérieurs, ceci résulte naturellement de la grande difficulté à effectuer des mesures significatives, non biaisées par le métabolisme lié à la stimulation sensorielle et à l'activité au hasard (Peterson et Anderson 1969; Fry et Hochachka 1970, p. 88; Fry 1971, p. 82 et seq.). De semblables biais peuvent exister dans les cellules et les microrganismes, suivant la disponibilité de métabolites dans le substrat, des rythmes de croissance et de différences dans la motilité. Cependant, on peut raisonnablement s'attendre à en connaître davantage, à l'avenir, des effets de tels biais. Des études plus poussées de la chronologie des changements de taux dans des conditions aiguës nous aideront à comprendre ces effets.

Le concept de Precht

Precht a mis au point une classification des phénomènes d'adaptation, fondée sur les effets d'un changement de température sur les paramètres métaboliques, particulièrement dans les cellules, les tissus et le microrganismes (Precht 1949, 1964, 1968; Christophersen et Precht 1953). Precht distingue deux types d'adaptations provoquées par la température: celles qui se produisent à des températures dans la *gamme normale* (*adaptations de capacité*) et celles qui se produisent à des *extrêmes de température* (*adaptations de résistance*).

L'*adaptation de capacité* (*adaptation de performance, compensation*), typiquement, est mesurée comme la différence d'ordre de grandeur de la réponse d'adaptation à deux températures (e.g. chaude, froide) ordinairement à un intervalle de 10 C (fig. 2). On peut établir des séries de *courbes de taux* entre ces températures (t_1, t_2) de la façon suivante. Utilisant au départ la mesure de la réponse d'adaptation à la température inférieure (t_1), on élève par gradins la température, mesurant la réponse en phase aiguë à chaque intervalle jusqu'à t_2 (courbe de taux *adapté au froid*). De la même façon, commençant avec la mesure de la réponse d'adaptation à la température élevée (t_2), on mesure la réponse en phase aiguë à mesure qu'on abaisse la température par gradins jusqu'à t_1 (courbe de taux *adapté à la chaleur*). Les courbes de compensation de taux obtenues de cette façon ont été arbitrairement divisées en cinq catégories (fig. 2): type 1, supraoptimal; 2, idéal; 3, partiel; 4, absent; et 5, compensation inverse. La figure 2b est un exemple du type 3 dans lequel, bien qu'il y ait compensation, le niveau

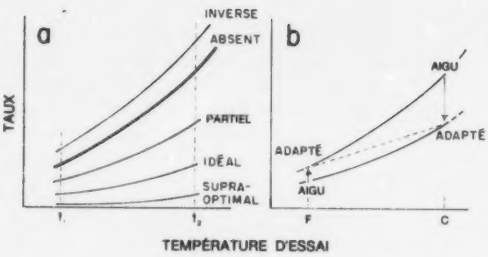


FIG. 2. Types d'adaptations de capacité (compensation des taux). a, Les courbes de taux sont données pour deux températures (t_1, t_2) dans la « gamme normale » pour un organisme adapté à t_1, élevé en phase aiguë à t_2 (gros trait), ayant pu s'acclimater à t_2 et ensuite ramené de façon aiguë à t_1 (traits fins); b, Comme exemple, le cours de la compensation partielle démontre les changements de taux chez des organismes adaptés au froid (F) ou adaptés à la chaleur (C) et soumis à la deuxième température: la ligne brisée montre la relation entre les taux adaptés aux deux températures (extrait, avec modifications, de Precht 1961).

de réponse originel (adapté) n'est que partiellement rétabli (compensation partielle).

Par analogie, la surface de performance de nage de la fig. 1 se prête à une description en termes d'adaptation de capacité. Sur la plus grande partie de cette surface, la compensation semble inverse (type 5). Par exemple, le taux de nage d'un saumoneau coho acclimaté à t_1 (e.g. 10 C) est d'environ 4.5 longueurs/s (L/s). La performance des poissons, mesurée en phase aiguë après avoir élevé la température à t_2 (e.g. 20 C) serait d'environ 5.5 L/s. Une fois le poisson acclimaté à t_2, son taux de nage devrait s'élever à environ 5.8 L/s.

On peut démontrer les adaptations de résistance sur des paires de courbes de taux adaptés à la chaleur et adaptés au froid en prolongeant les mesures en phase aiguë de la réponse à des températures en dehors de la gamme normale (« extrêmes »). Les courbes de taux stylisées de la fig. 3 que Precht a réunies à partir de nombreuses études de matériel vivant ont été fréquemment utilisées pour illustrer deux types d'adaptations de résistance. Les *adaptations raisonnables* sont celles dans lesquelles la résistance à la chaleur augmente et la résistance au froid diminue en fonction de l'augmentation de la température d'adaptation (e.g. fig. 1). Les *adaptations paradoxales* sont celles dans lesquelles la résistance à la chaleur diminue et la résistance au froid augmente avec une élévation de température d'adaptation.

Finalement, il nous faut souligner que la configuration des surfaces de réponses impliquées par ces concepts est celle qui est établie sur de courts intervalles de temps. De telles réponses relativement « fixes » équivalent aux *systèmes de réactions non changeantes* de Precht. Sur de plus longues périodes, cependant, les

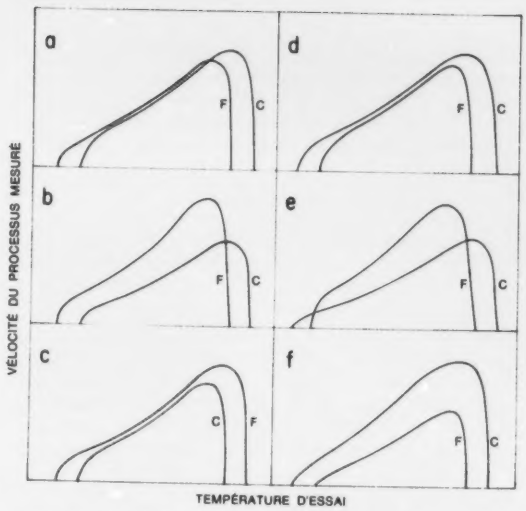


FIG. 3. Représentation schématique de l'influence des températures aiguës (d'essai) sur les processus de taux de divers organismes adaptés au froid (F) et adaptés à la chaleur (C) : a, adaptation raisonnable au froid et à la chaleur, compensation absente; b, adaptation raisonnable au froid et à la chaleur avec compensation; c, adaptation raisonnable au froid et adaptation paradoxale à la chaleur, compensation absente; d, adaptation paradoxale au froid et adaptation raisonnable à la chaleur, compensation absente; e, adaptation paradoxale au froid et adaptation raisonnable à la chaleur, compensation partielle; f, adaptation paradoxale au froid et adaptation raisonnable à la chaleur, compensation inverse (adapté de Precht 1959, 1967).

surfaces peuvent changer de configuration avec la croissance ou la saison (Griffiths et Alderdice 1972; Alderdice 1972), tout comme les limites des mortalités naissantes (Tyler 1966); ces changements équivalent aux variations qui se produisent dans les *systèmes de réactions changeantes* de Precht. Nous n'insistons pas davantage sur cette distinction, faite dans le but de compléter la discussion générale. Par analogie, on peut représenter les systèmes de réactions changeantes par une pellicule de vues animées illustrant les propriétés dynamiques d'une surface dans le temps; la surface représentée à la fig. 1 ne serait qu'une seule image.

Synthèse

Les courbes taux-température qui ont été présentées sont naturellement des transversales choisies (acclimaté à la chaleur, acclimaté au froid) coupant des surfaces de taux dont les coordonnées sont l'acclimatation (adaptation) et la température aiguë (d'essai) (e.g. fig. 1). Par exemple, la paire de courbes de taux de la fig. 3a sont reproduites à la fig. 4 (courbes inférieures) comme transversales coupant une surface

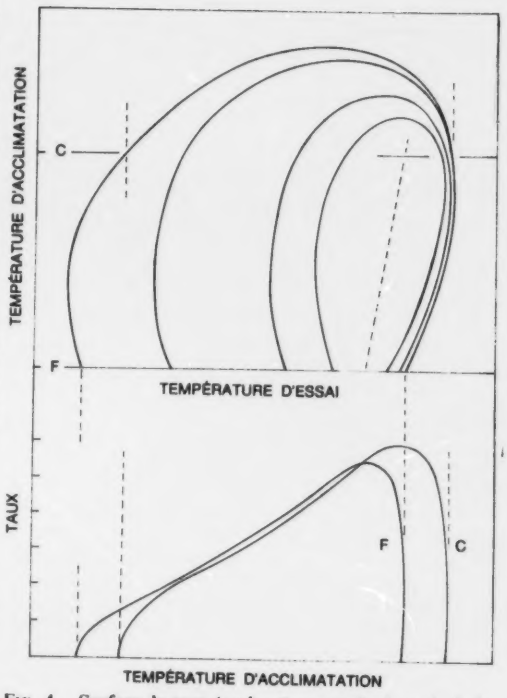


FIG. 4. Surface de taux (*en haut*) construite à partir de la paire de courbes taux-température (*en bas*) de la fig. 2a. La position des courbes adaptées au froid (F) et adaptées à la chaleur (C), comme transversales sur le graphique supérieur, est arbitraire. Les isoplèthes de taux (*en haut*) ont été tracées à main levée entre les points de taux égal sur les deux transversales inférieures (F, C). La diagonale en pointillé (*en haut*) joint les températures d'essai de taux maximum des deux courbes inférieures (F, C).

de taux (courbes supérieures) à deux niveaux arbitraires (c, chaud; f, froid) de température d'acclimatation. Les isoplèthes de taux sur la surface ont été ajoutées (courbes supérieures) en se basant sur l'échelle arbitraire de la partie inférieure de la figure.

On peut construire de cette façon des types de surfaces de taux (fig. 5) conformes aux caractéristiques de chaque paire de courbes de taux de la fig. 3. Il est à noter qu'à la fig. 5, les échelles de température ont été transposées; les surfaces de taux basées sur les modèles de Precht peuvent donc être considérées en relation avec le polygone de tolérance thermique de Fry. Le lecteur devra toutefois se garder d'une interprétation trop large de ces surfaces stylisées. Nous les montrons ici surtout pour illustrer certaines propriétés qu'elles peuvent avoir, dans l'espoir de stimuler des recherches plus avancées. Il serait bon à ce stade d'illustrer les surfaces de capacité en termes de taux métabolique. Cependant, pour les raisons données plus haut, il

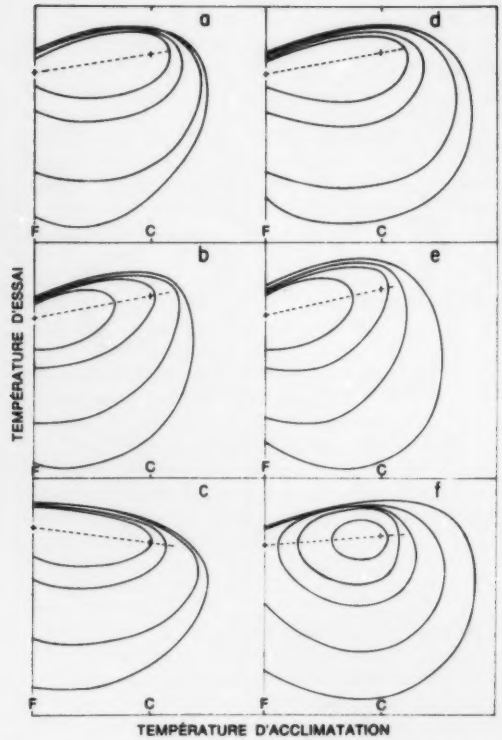


FIG. 5. Surfaces de taux schématiques construites de la même façon qu'à la fig. 4, basées sur les courbes de taux d'adaptation au froid (F) et d'adaptation à la chaleur (C) de la fig. 2 et considérées comme transversales coupant les surfaces. Les lignes brisées passant par le centre de chaque surface donnent une approximation des axes majeurs des surfaces. Ces axes joignent les « points pivots » (Umkehrpunkte) des courbes de taux de Precht. On peut trouver sur ces axes, supposés analogues à l'axe température d'essai de la fig. 1, les températures d'essai (aiguës) associées au taux maximum (croix) pour chaque température d'acclimatation.

existe peu d'évidence de cette nature (Fry et Hochachka 1970, p. 102–103).

On peut tenter une analogie pour faire le joint entre les concepts d'adaptation de Fry et de Precht. Les « courbes de taux » de Precht, décrivant soit les taux métaboliques soit les niveaux d'activité, peuvent être considérées comme des transversales coupant une surface de taux délimitée par un polygone de tolérance thermique de Fry. C'est donc dire que les changements dans le taux métabolique ou dans la capacité d'activité, à l'intérieur du polygone de tolérance, se rapprocheront des changements de capacité dans la gamme normale de températures de Precht. Les changements dans ces niveaux, au-delà de la zone de tolérance, se rapprocheront des changements dans la *capacité* aux extrêmes de température de Precht. En d'autres termes, les *adaptations de résistance* de Precht sont analogues aux changements dans la *capacité* se produisant dans la zone de résistance de Fry.

Discussion

On suppose implicitement dans la discussion qui suit que l'histoire des températures préexpérimentales est connue. Les limites de la zone de tolérance et les temps effectifs aux températures supérieures au niveau des mortalités naissantes sont fonction de la température d'une acclimatation antérieure, tous les autres facteurs contribuant à l'état d'acclimatation étant égaux (e.g. taille, saison, apport d'oxygène). Les mesures de capacité à l'intérieur de la zone de tolérance sont également fonction de la chronologie de l'ajustement métabolique après qu'une préparation a été déplacée et exposée à une nouvelle température aiguë. L'influence d'autres activités et des composantes métaboliques qui leur sont associées peut également modifier les mesures de taux. Pour obtenir, dans ces circonstances, des mesures significatives, il se peut qu'on ait besoin d'une meilleure connaissance de la nature et de la chronologie de l'acclimatation thermique et une connaissance des biais possibles inhérents à une mesure de réponse résultant d'autres composantes de la demande métabolique. Sous ce rapport, il y a une différence fondamentale dans les méthodes utilisées par les deux écoles d'adaptation thermique. Fry emploie des transferts soudains de poissons de températures d'acclimatation à des températures aiguës constantes, et détermine les niveaux de mortalités naissantes comme étant approximativement l'asymptote d'une distribution de temps effectifs. Precht (Christophersen et Precht 1952; Precht et al. 1966) et plusieurs autres chercheurs emploient souvent des températures augmentant ou diminuant régulièrement, partant du niveau d'acclimatation et mesurant les taux de réponse à diverses températures pendant tout le changement de température. En général, cette dernière méthode est celle qui permet d'obtenir le *maximum thermique critique* (MTC). Cette technique a tendance à confondre temps et température; elle tend à élever ou à abaisser les températures létales supérieures et inférieures respectivement (Fry 1971). Bien que le processus soit loin d'être bien compris, il semble que la température létale dépendra du taux de changement de température, qui affecte à la fois le temps disponible pour l'acclimatation et le temps d'exposition aux températures égales ou supérieures au niveau des mortalités naissantes (Cocking 1959). Il s'ensuit que l'usage du MTC peut entraîner des différences dans les mesures de capacité et les déterminations de la température létale effectuées en phase aiguë, suivant le taux auquel on a fait varier la température.

Tenant compte de ces restrictions et de celles qui découlent de la rareté de données réelles, nous analysons les attributs de l'adaptation à la température considérés jusqu'ici, et ce, en rapport avec la surface de taux de la fig. 1.

Adaptations de capacité

En général, les changements de taux métabolique ou de capacité d'activité, mesurés en phase aiguë pour des températures d'acclimatation données dans la gamme « normale » donnent naissance à des surfaces dont les contours reflètent l'expérience à la fois de l'acclimatation et de la température aiguë. Inversement, on peut estimer, à partir d'une telle surface, la relation des taux sur n'importe quelle paire de transversales. On peut construire un parallélogramme sur la surface commençant à la diagonale d'égales températures (e.g. fig. 1), pour montrer : le taux acclimaté à la température t_1, le taux aigu après transfert à t_2, le taux acclimaté après ajustement à t_2, le taux aigu après retour à t_1 et le taux final quand l'acclimatation à t_1 est de nouveau complète.

Le « point pivot » de ces courbes (température à laquelle le taux maximum se trouve sur une transversale) peut se trouver ou non dans les limites de la zone de tolérance, suivant le matériel biologique examiné et la réponse mesurée. Pour les vitesses de nage de poissons intacts (fig. 1), le point pivot se trouve dans la zone de tolérance et est situé sur l'« axe température d'essai ». De plus, l'axe de température d'essai de capacité maximum et la limite supérieure des mortalités naissantes sont à peu près parallèles, ce qui donne à croire que cet axe peut nous renseigner sur la pente, mais non sur la position exacte de cette dernière (cf. fig. 1, 5). En général, on suppose que l'arête de température de capacité maximum se trouve près ou au-delà de la limite supérieure de la zone de tolérance. En outre, certaines préparations cellulaires peuvent montrer des changements dans la capacité aux températures « normales » de Precht, mais font preuve de peu ou pas d'adaptation de résistance (voir Berkholz 1966; sa fig. 4). La température de capacité maximum peut donc être constante à des températures d'acclimatation croissantes. C'est-à-dire, les taux maximums peuvent se trouver, dans certains cas, sur l'arête de température d'essai correspondante de la fig. 1, et l'arête devrait être parallèle à l'axe de la température d'acclimatation.

Finalement, il nous faut faire ressortir un aspect important des cinq types de compensation inclus dans l'adaptation de capacité de Precht. La détermination du type de compensation peut dépendre de la nature de la surface de capacité et du choix des températures dans la comparaison conventionnelle de deux températures. On peut en faire la preuve en construisant un parallélogramme à deux températures sur n'importe laquelle des surfaces illustrées (fig. 1, 5) de la façon décrite plus haut. Bien que les parallélogrammes construits sur la surface de vitesse de nage de la fig. 1 puissent ressembler à une compensation inverse, on peut démontrer que le type de compensation, en général, dépendra de (1) la pente de l'axe majeur (température d'essai) de la surface de capacité par rapport à l'axe de température d'acclimatation, (2) la présence et la position d'un point central de température de capacité maximum ultime à l'intérieur ou en dehors de la limite du polygone de tolérance et (3) des deux températures (transversales) choisies pour la comparaison. Pour mieux comprendre la nature de la surface de capacité, il faudrait étudier peut-être cinq transversales de surface, au lieu des deux généralement étudiées.

Transition entre capacité et résistance

Les limites d'une surface de capacité, pour des organismes intacts, sont commodément définies par les limites des mortalités naissantes. On n'a pas encore défini de frontières analogues pour des préparations de sous-organismes. On a fait beaucoup de travaux sur l'activité enzymique et le taux métabolique de préparations cellulaires; en général, cependant, les techniques employées confondent le temps et la température dans la détermination du taux métabolique ou de l'étendue de la désactivation enzymique (e.g. par exposition de courte durée et constante à une série de températures aiguës).

Une approche possible serait la détermination du temps de résistance (exposition) (produisant 50% de mortalité ou métamètre équivalent) à une série de températures aiguës, appliquant un facteur de correction à la mortalité des témoins, basé sur la température d'acclimatation. En faisant plusieurs déterminations de ce genre sur des préparations acclimatées à diverses températures, on devrait obtenir un groupe d'hyperboles rectangulaires tronquées. Ces dernières seraient équivalentes aux lignes de résistance de Fry (non transformées) (e.g. Fry 1947; sa fig. 5). L'assymptote du temps d'exposition de chaque distribution devrait se rapprocher de la température de mortalités naissantes pour chaque température d'acclimatation étudiée. La série d'assymptotes ainsi obtenues devrait permettre de définir la limite des mortalités naissantes.

On pourrait pousser plus loin ces études de la même manière, en utilisant la température au point d'intersection de deux membres d'un tracé d'Arrhénius de mesures choisies de taux métabolique ou de capacité d'activité.

Adaptations de résistance

Une fois établies les limites de mortalités naissantes sur les courbes de taux de Precht, les adaptations de

résistance seraient équivalentes aux mesures de changements dans la capacité dans la zone de résistance de Fry. Fondamentalement, les adaptations de résistance, telles que mesurées, sont comparables aux changements dans la performance de nage montrés à la fig. 1, quand la performance est mesurée en phase aiguë en dehors de la zone de tolérance. Dans les cas où les limites létales supérieures n'ont pas été déterminées, on suppose que des études seront faites sur les transversales coupant la surface à l'axe température d'essai de capacité maximum ou au-delà. Sous ce rapport, on remarque que la pente de l'axe de température d'essai par rapport à l'axe d'acclimatation peut donner une indication de la forme de la limite supérieure de mortalités naissantes. Cependant, le manque de parallélisme entre les isoplèthes de vitesse de nage et la limite inférieure de mortalités naissantes à la fig. 1 suggère l'absence d'une association semblable à de basses températures létales.

Les définitions de Precht des adaptations de résistance raisonnables et paradoxales sont fondées sur des comparaisons impliquant des déplacements du tracé, de l'ordre de grandeur et des points pivots de courbes de taux adaptés au froid et adaptés à la chaleur. L'examen des limites de mortalités naissantes de la fig. 1 suggère que les surfaces de taux et leurs limites létales peuvent conduire à de semblables interprétations. L'exemple donné (fig. 1) en est un d'adaptation raisonnable à la chaleur et d'adaptation raisonnable au froid. C'est-à-dire, une augmentation de la température d'acclimatation entraîne une diminution de tolérance au froid et une augmentation de tolérance à la chaleur. On arriverait sans doute à la même conclusion en comparant un certain nombre de transversales coupant la surface de *capacité* de vitesse de nage indiquée à la figure, étant donné que l'axe de température d'essai de capacité de nage maximum et la limite de température supérieure de mortalités naissantes sont approximativement parallèles. Par contraste et en vertu du même raisonnement, l'adaptation paradoxale de résistance donnerait à croire que la limite de température supérieure de mortalités naissantes est parallèle à l'axe du point pivot (e.g. fig. 5c); c'est-à-dire, la capacité et la tolérance diminuent probablement toutes deux à des niveaux plus élevés de température d'acclimatation.

ALDERDICE, D. F. 1972. Factor combinations, p. 1659–1722. *Dans* O. Kinne [ed.] Marine ecology. Vol. 1. Environmental factors, Part 3. Wiley-Interscience, London.

BERKHOLZ, G. 1966. Über die Temperaturadaptation des Nerflings (*Idus idus*, Pisces) nach inkonstanter Vorbehandlung. Z. Wiss. Zool., Abt. A. 174: 377–399.

BRETT, J. R. 1952. Temperature tolerance in young Pacific salmon, genus *Oncorhynchus*. J. Fish. Res. Board Can. 9: 265–323.

CHRISTOPHERSEN, J. 1967. Adaptive temperature responses of microorganisms, p. 327–348. *Dans* C. L. Prosser [ed.] Molecular mechanisms of temperature adaptation. Publ. 84, Am. Assoc. Adv. Sci., Washington, D.C. Horn-Shafer Co., Baltimore, Md.

CHRISTOPHERSEN, J., AND H. PRECHT. 1952. Untersuchungen zum Problem der Hitzeresistenz. I. Versuche an Karauschen (*Carassius vulgaris* Nils). Biol. Zentralbl. 71: 313–326.

1953. Die Bedeutung des Wassergehaltes der Zelle für Temperaturanpassungen. Biol. Zentralbl. 72: 104–119.

COCKING, A. W. 1959. The effects of high temperature on roach (*Rutilus rutilus*). II. The effects of temperature increasing at a known constant rate. J. Exp. Biol. 36: 217–226.

FRY, F. E. J. 1947. Effects of the environment on animal activity. Univ. Toronto Stud. Biol. Ser. 55, Publ. Ont. Fish Res. Lab. 68: 1–62.

1971. The effect of environmental factors on the physiology of fish, p. 1–98. *Dans* W. S. Hoar and D. J. Randall [ed.] Fish physiology. Vol. 6. Environmental relations and behaviour. Academic Press, Inc., New York and London.

FRY, F. E. J., J. R. BRETT, AND G. H. CLAWSON. 1942. Lethal limits of temperature for young goldfish. Rev. Can. Biol. 1: 50–56.

FRY, F. E. J., AND P. W. HOCHACHKA. 1970. Fish, p. 79–134. *Dans* G. C. Whittow [ed.] Comparative physiology of thermoregulation. Academic Press, Inc., New York and London..

GRAINGER, J. N. R. 1958. First stages in the adaptation of poikilotherms to temperature change, p. 79–91. *Dans* C. L. Prosser [ed.] Physiological adaptations. Ronald Press, New York, N.Y.

1960. The early phases in the adjustment of respiratory rates of unicellular organisms to new temperatures and the simulation of these in a model. Z. Wiss. Zool., Abt. A. 163: 317–341.

GRIFFITHS, J. S., AND D. F. ALDERDICE. 1972. Effects of acclimation and acute temperature experience on the swimming speed of juvenile coho salmon. J. Fish. Res. Board Can. 29: 251–264.

PETERSEN, R. H., AND J. M. ANDERSON. 1969. Influence of temperature change on spontaneous locomotor activity and oxygen consumption of Atlantic salmon, *Salmo salar*, acclimated to two temperatures. J. Fish. Res. Board Can. 26: 93–109.

PRECHT, H. 1949. Über die Temperaturabhängigkeit von Lebensprozessen. Z. Naturforsch. 46: 26–35.

1958. Concepts of temperature adaptation of unchanging reaction systems of cold-blooded animals, p. 50–78. *Dans* C. L. Prosser [ed.] Physiological adaptations. Ronald Press, New York, N.Y.

1959. Untersuchungen über die Resistenzadaptation einiger Organfunktionen von Warmwasserfischen gegenüber extremen Temperaturen. Z. Vgl. Physiol. 42: 365–382.

1961. Temperaturanpassungen bei wechselwarmen Tieren. Zool. Anzeiger 24: 38–60.

1964. Über die Resistanzadaptation wechselwarmer Tiere an extreme Temperaturen und ihre Ursachen. Helgol. Wiss. Meeresunters. 9: 392–411.

1967. A survey of experiments on resistance adaptation, p. 307–321. *Dans* A. S. Troshin [ed.] The cell and environmental temperature. Pergamon Press, Oxford.

1968. Der Einfluss "normaler" Temperaturen auf Lebensprozessen bei wechselwarmen Tieren unter Ausschluss der Wachstums- und Entwicklungsprozesse. Helgol. Wiss. Meeresunters. 18: 487–548.

Precht, H., T. Baselow, R. Bereck, F. Lange, W. Thiede, and L. Wilke. 1966. Reaktionen und adaptationen wechselwarmer Tiere nach einer Änderung der Anpassungstemperatur und der zeitliche Verlauf. Helgol. Wiss. Meeresunters. 13: 369–401.

Prosser, C. L. 1958. General summary: the nature of physiological adaptation. p. 167–180. *Dans* C. L. Prosser [ed.] Physiological adaptation. Ronald Press, New York, N.Y.

Troshin, A. [ed.] 1967. The cell and environmental temperature. Pergamon Press, Oxford. x + 462 p.

Tyler, A. V. 1966. Some lethal temperature relations of two minnows of the genus *Chrosomus*. Can. J. Zool. 44: 349–364.

Sphère de métabolisme et de croissance du saumon nerka, *Oncorhynchus nerka*, et certaines relations énergétiques[1]

J. R. Brett

Ministère de l'Environnement, Service des pêches et des sciences de la mer, Station biologique du Pacifique, Nanaïmo, C.-B. V9R 5K6

Brett, J. R. 1976. Sphère de metabolisme et de croissance du saumon nerka, *Oncorhynchus nerka*, et certaines relations énergétiques. FRB Report No. 5: 11–17.

L'auteur compare les exigences métaboliques avec celles de l'alimentation chez des alevins de la grosseur du doigt de saumon nerka (*Oncorhynchus nerka*) dans l'intervalle tolérable de température. Il démontre que la sphère de croissance, dérivée de la différence entre les rations maximales et de subsistance, est liée à la température de la même façon que celle du rythme de croissance maximal. Il compare la sphère du métabolisme avec celle de la croissance, appuyant le concept général de sphère d'activité développé par Fry (1947).

Brett, J. R. 1976. Scope for metabolism and growth of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, and some related energetics. FRB Report No. 5: 11–17.

The extent of metabolic and feeding requirements for fingerling sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) are compared over the tolerable range of temperature. Scope for growth, derived from the difference between maximum and maintenance rations, is shown to relate to temperature in a manner similar to that for maximum growth rate. Metabolic scope is compared with scope for growth, supporting the general concept of scope for activity developed by Fry (1947).

Le concept de *sphère d'activité* a été élaboré pour la première fois par Fry (1947) comme étant la différence entre les taux de métabolisme actif et normal. Cette « sphère métabolique » représente la quantité d'énergie disponible pour l'activité, sur la gamme tolérable de température. Fry (1947, 1971) a démontré que la vitesse de nage maximum soutenue des poissons était en relation étroite avec la sphère métabolique et non avec le métabolisme actif, une relation particulièrement apparente aux hautes températures. Bien qu'on ait étudié une gamme étendue d'activités requérant une dépense d'énergie (e.g. taux de locomotion, fécondité, ventilation branchiale, développement, battements de coeur — chez divers organismes), on a accordé beaucoup plus d'attention aux niveaux de locomotion chez les poissons, soit comme activité spontanée soit comme vitesses de nage forcée. On les a étudiés en relation avec les taux de consommation d'oxygène et les effets des facteurs de l'environnement. Fry (1971) affirme être intéressé essentiellement au catabolisme — « la somme des réactions fournissant l'énergie que l'organisme utilise. » La croissance, un processus anabolique, a été reconnue comme étant une activité et utilisée dans un exemple illustrant les effets limitants de niveaux d'oxygène variables (Whitworth 1968, cité par Fry 1971).

Warren et Davis (1967) rendent hommage au concept de Fry de la *sphère d'activité* et définissent une *sphère de croissance*, qu'ils considèrent provisoirement comme étant « la différence entre l'énergie fournie par la nourriture qu'un animal consomme et tous les autres usages et pertes d'énergie. » Ces auteurs reconnaissent que les aspects anaboliques de la consommation d'aliments ne peuvent être considérés dans le même contexte que les relations cataboliques des taux

[1]Cet article fait partie des comptes rendus d'un colloque tenu au Harkness Laboratory of Fisheries Research, parc Algonquin, Ontario, en octobre 1974, en l'honneur de M. le professeur F. E. J. Fry, M.B.E., M.A., Ph.D., D.Sc., F.R.S.C.

de métabolisme actif et normal, bien qu'un système exerce évidemment une influence sur l'autre. Warren et Davis (1967) donnent plusieurs exemples de sphère de croissance, qu'ils décrivent comme taux de croissance en relation avec la température. Ces exemples se rapportent à certaines relations bioénergétiques associées, nommément : la nourriture consommée, les matières fécales, l'action dynamique spécifique et le taux métabolique de jeûne. Cependant, ces relations n'impliquent pas par elles-mêmes une sphère calculée (par différence) comme celle que Fry applique aux taux métaboliques.

Fry (1947) remarque également que les facteurs de l'environnement agissent par le truchement du métabolisme pour affecter l'activité, et non pas directement sur l'activité elle-même. Semblablement, les facteurs de l'environnement n'agiront pas directement sur la croissance; la voie métabolique passera par les mécanismes d'approvisionnement et de demande d'énergie affectant la sphère, d'une façon que Warren et Davis (1967) sous-entendent, mais ne déterminent pas réellement. Warren (1971) développe cette thèse en démontrant les effets théoriques de la limitation de la nourriture sur le budget énergétique et sur la sphère de croissance qui en résulte.

On doit de toute évidence faire une distinction précise entre l'activité elle-même (croissance, excrétion, contraction, respiration, etc.) et la source d'énergie disponible alimentant cette activité. Cette source est probablement une composante métabolique mesurable de la quantité de nourriture absorbée; dans le cas de la croissance, ce serait une composante anabolique.

Les résultats de recherches tant sur les taux métaboliques que sur les taux de nutrition de jeunes saumons nerka en relation avec les activités respectives de nage (Brett 1974) et de croissance (Brett et al. 1969) nous permettent une comparaison révélatrice des relations énergétiques impliquées dans les deux sphères. Nous utilisons la terminologie de Fry (1957) pour les taux métaboliques, avec leurs abréviations, et celles adoptées par Brett et al. (1969) pour les relations de croissance : taux métabolique normal ($S_{mét}$), taux métabolique actif ($A_{mét}$), taux de croissance maximum (G_{max}), ration maximum (R_{max}), ration de subsistance (R_{maint}).

Coûts de l'énergie

Conversions d'énergie

On a choisi la kcal/kg par h comme unité commune de taux d'échange énergétique pour le métabolisme et la croissance. Les taux métaboliques ont été convertis en appliquant un équivalent oxycalorique de 3.36 cal/mg O_2 ou 4.8 kcal/litre O_2. Brafield et Solomon (1972) ont démontré que si le métabolisme protéique est la principale source d'énergie, et l'ammoniac le principal produit d'excrétion, une valeur de 3.20 cal/mg O_2 est applicable. Cependant, dans le cas d'une performance soutenue du saumon nerka, il a été démontré que les lipides (3.30 cal/mg O_2) peuvent contribuer plus de la moitié de l'énergie; de plus, une certaine utilisation d'hydrates de carbone (3.53 cal/mg O_2) entre en jeu. On a observé en outre que le quotient respiratoire (QR) des poissons est souvent supérieur à 0.8 pendant des périodes d'excitation, ce qui indique un certain métabolisme d'hydrates de carbone (Kutty 1968, 1972). Nous avons donc choisi la valeur de 3.36 cal/mg O_2; elle ne diffère que de 5% de la valeur, basée sur les protéines, de Brafield et Solomon (1972).

Les valeurs caloriques impliquées dans la nourriture sont celles signalées par Brett et al. (1959). La valeur moyenne est de 5.45 kcal/g de nourriture sèche. Au cours des expériences décrites en 1969, nous avons donné aux poissons une quantité mesurée en termes de nourriture sèche calculée comme pourcentage du poids corporel sec, et ensuite reconvertie en quantité équivalente par kg de poids humide. Le contenu en eau d'un poisson de 30 g maintenu à une ration de subsistance est d'environ 78%. Une ration de 1%/jour équivaut à 2.2 g de nourriture sèche/kg de poisson (humide) par jour, ou approximativement 0.50 kcal/kg par h. Les fingerlings de saumon nerka maintenus à une ration maximum ont une teneur en humidité d'environ 72% (Brett et al. 1969). Comme il y a plus de poids sec par kg de poids humide de poisson, une ration de 1%/jour équivaut à 0.64 kcal/kg par h.

Ces valeurs représentent l'énergie calorique totale contenue dans la nourriture. À cause d'une fraction non digestible et d'une fraction excrétée, on a souvent utilisé, pour évaluer l'énergie nette, une valeur physiologique de 80% de l'énergie totale (e.g. Winberg 1956; Paloheimo et Dickie 1966). Cette fraction est justifiable quand le régime est pratiquement dépourvu d'hydrates de carbone, comme c'est le cas dans la plupart des aliments naturels. Cependant, les aliments artificiels sont souvent constitués d'hydrates de carbone peu dispendieux en vue d'économiser sur les protéines comme source d'énergie. Phillips et ses associés (Phillips 1969; Phillips et Brockway 1959) ont étudié la digestibilité des hydrates de carbone (e.g. amidons de céréales crues) chez la truite. Si l'on utilise les valeurs physiologiques de Phillips (1969)[2], seulement 72% de l'énergie est utilisable, fournissant 3.92 kcal/g de nourriture sèche. Une valeur unitaire de 1% de poids sec/kg par jour égale donc 0.36 kcal/kg par h pour une ration de subsistance et 0.46 kcal/kg par h pour une ration quotidienne maximum.

[2]Kilocalories par gramme de protéines = 3.9, de graisse = 8.0 et d'hydrates de carbone = 1.6. Les régimes modernes contiennent plus d'hydrates de carbones digestibles (Halver 1972).

Taille des poissons

La taille et l'âge des saumons nerka étudiés dans les deux cas (taux métaboliques, taux de croissance) n'étaient pas identiques. Les deux groupes étaient des poissons de l'année de poids variant de 33 à 66 g, avec moyenne de 48 g (métabolisme), ou de 6 à 29 g, avec moyenne de 13 g (croissance). Nous avons démontré que la correction des taux métaboliques permettant de comparer des poids semblables chez le saumon nerka suit un exposant pondéral de 0.88 pour le métabolisme normal et 0.99 pour le métabolisme actif (Brett et Glass 1973). Pour ce qui est de la différence de poids moyen des deux groupes, ceci signifierait une correction de 10% au plus ($S_{mét}$) à moins de 1% ($A_{mét}$). Grâce aux opérations piscicoles, on connaît les corrections pondérales tenant compte de l'effet de la taille sur la consommation de nourriture dans le cas de rations maximums (Haskell 1959), mais non de rations de subsistance. Étant donné que le taux de croissance baisse plus rapidement que le taux métabolique avec une augmentation de taille, il faudrait sans doute appliquer une correction supérieure à 0.88. Cependant, si l'on songe que l'analyse qui suit s'applique à des saumons nerka pesant en moyenne 30 g, seulement une faible erreur pour correction de poids ($\pm$ 18 g) pourrait se glisser dans les comparaisons; l'accent est plutôt sur les principes impliqués.

Niveaux de subsistance

On fait souvent des études de « coûts de subsistance » ou « besoins de subsistance » d'animaux domestiques, soit en état de jeûne soit en état énergétique stable (pas de changement de poids), dans le but de déterminer la dépense minimum en énergie sous différentes conditions de milieu et de régime (Brody 1945; Kleiber 1961; Blaxter 1965). Dans le cas de l'animal à jeûn, on utilise la calorimétrie directe (production de chaleur) et indirecte (consommation d'oxygène) pour obtenir le taux métabolique basal ou normal. Les taux d'alimentation minimums qui ne font qu'assurer la subsistance de l'animal sans aucune croissance servent à définir les besoins de subsistance pour une ration en particulier. Dans des conditions de milieu exigeant une grande dépense d'énergie (e.g. extrêmes de température), le coût de subsistance peut être élevé et représenter jusqu'à la moitié du taux métabolique actif chez certains poissons. Fry (1957) passe en revue ces divers coûts énergétiques chez les poissons par rapport aux taux métaboliques normaux, et Brown (1957) par rapport aux besoins en nourriture de subsistance.

Étant donné que l'alimentation, même au niveau de subsistance, implique une activité, nous considérons deux niveaux intermédiaires de métabolisme : 1) taux métabolique de routine ($R_{mét}$), soit le taux engendré par une activité spontanée chez un poisson par ailleurs non stimulé, et 2) taux métabolique d'alimentation

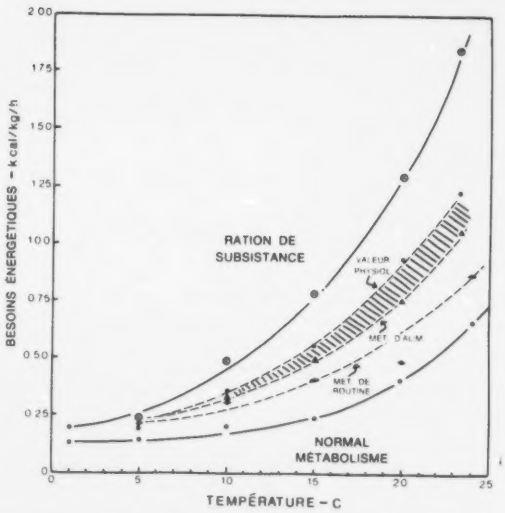


FIG. 1. Besoins énergétiques de saumons nerka (*Oncorhynchus nerka*) de l'année pour le métabolisme normal et la ration de subsistance, sur la gamme de température tolérable. Le taux métabolique associé à l'alimentation au niveau de subsistance ($F_{mét}$) est indiqué en même temps que la quantité normalement dépensée dans une activité spontanée (métabolisme de routine). L'énergie nette disponible de la ration de subsistance apparaît comme valeur physiologique. La partie hachurée représente l'énergie inexpliquée, probablement attribuable à une inefficacité accrue de conversion de nourriture, i.e. une valeur physiologique moindre à des températures plus élevées.

($F_{mét}$). Brett (1974) présente des données sur les taux métaboliques de routine du saumon nerka. Les données sur les taux métaboliques d'alimentation ont été extraites d'une série d'expériences dans lesquelles la consommation totale quotidienne d'oxygène a été enregistrée pour des saumons nerka de l'année, à différents paliers alimentaires, au-dessus et au-dessous du niveau de subsistance. (Brett (1970) présente une petite portion de ces travaux inédits.)

La figure 1 montre la relation entre chacun de ces besoins alimentaires et métaboliques, et la température. On y voit que l'énergie du métabolisme normal représente approximativement les deux tiers des besoins de subsistance à 1 C, pour diminuer à un tiers à 23 C (tableau 1). Les deux courbes peuvent être représentées assez exactement par les équations :

$$\text{Log}\,(Y - 0.12) = -1.99 + 0.025X\,(S_{mét}),^{*}$$

et

$$\text{Log}\,Y = -0.77 + 0.044X\,(R_{maint})$$

* Équation tirée de Brett (1964), convertie en équivalent kcal/kg par h.

TABLEAU 1. Coûts énergétiques des taux métaboliques et des rations de subsistance de saumons nerka (*Oncorhynchus nerka*) de l'année (gamme de 30 ± 18 g) en relation avec la température. Équivalents appliqués : 1 mg O_2/h = 3.36 cal/h; ration de 1%/jour = 0.50 kcal/h; valeur physiologique = 0.72 du contenu calorique.

							Ration de subsistance		
	Taux mét. normal		Taux mét. routine		Taux mét. aliment.		Quantité	Équiv.	Valeur physiol.
Temp (C)	(mg O_2/kg par h)	(kcal/kg par h)	(mg O_2/kg par h)	(kcal/kg par h)	(mg O_2/kg par h)	(kcal/kg par h)	(% p. sec p. jour)	(kcal/kg par h)	(kcal/kg par h)
1	39[b]	0.131	—	—	—	—	0.40	0.20	0.144
5	41	0.138	69	0.232	73[c]	0.246	0.48	0.24	0.173
10	60	0.201	99	0.333	100	0.336	0.98	0.49	0.352
15	71	0.238	124	0.417	145	0.487	1.56	0.78	0.562
20	120	0.403	160	0.538	225	0.753	2.60	1.30	0.936
24	196	0.658	251	0.842	315[c]	1.06	3.7[d]	1.85	1.22

[a]Valeur moyenne des tableaux I et III de Brett (1964).
[b]Déterminé à partir de l'équation de Brett (1964).
[c]Valeur extrapolée.
[d]Temp. = 23.3 C.

où Y est le taux de l'échange énergétique (kcal/kg par h) et X est la température (C).

Par suite du niveau plus élevé du coût énergétique associé aux températures élevées, la précision relative de la détermination est techniquement plus grande à 23 C qu'à 5 C. Une pente plus forte pour R_{maint} que pour $S_{mét}$ indique que le coût de la transformation des aliments augmente en fonction de la température. Ceci est en partie attribuable à un coût plus grand du $F_{mét}$. Alors qu'à 5 C, le $F_{mét}$ explique 93% du R_{maint}, la proportion est approximativement 57% à 23 C. La balance de l'énergie inexpliquée à toutes les températures est probablement constituée de produits d'excrétion azotés, contenant de l'énergie, et de pertes par élimination de matières fécales. Les déchets azotés sous forme d'ammoniac et d'urée seraient responsables de 14.5% des protéines consommées (Krueger et al. 1968), i.e. 14.5% de 62%**, ce qui équivaut à 9% de l'énergie alimentaire totale. Ceci laisse un tiers du R_{maint} au-dessus de 15 C dont les matières fécales et l'excès d'excrétion azotée seraient responsables. Comme l'indique la partie hachurée de la fig. 1, la valeur physiologique de la nourriture n'explique pas tout. Ceci pourrait être attribué à SDA, la chaleur perdue au cours de la digestion; on n'en a toutefois pas de preuve. En fait, ces valeurs sont inclues dans la $F_{mét}$ telles qu'enregistrées. Considérant la grande inefficacité de transformation de la nourriture chez cette espèce à des températures supérieures à 20 C (Brett et al. 1969), il est probable que la valeur physiologique est de plus en plus incorrecte à mesure que la température augmente au-delà de l'optimum de croissance.

** Énergie protéique = 62% du total de la ration.

NIVEAUX MAXIMUMS

Le taux métabolique actif du saumon nerka s'élève de façon exponentielle avec l'élévation de la température jusqu'à 15 C, où il atteint un palier, pour ensuite diminuer légèrement à des températures plus élevées (fig. 2, tableau 2). Cette brusque discontinuité de la

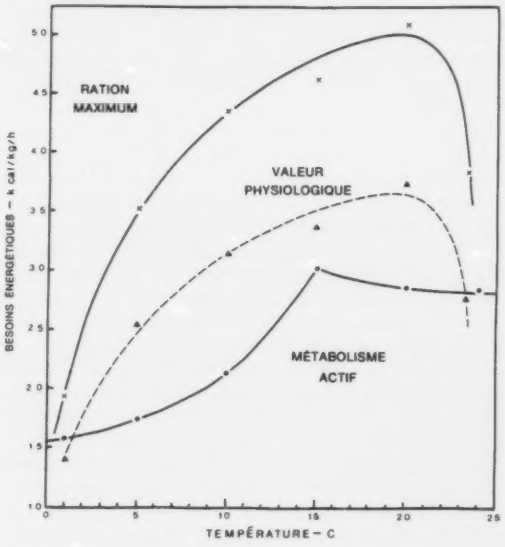


FIG. 2. Besoins énergétiques de saumons nerka de l'année pour le taux métabolique actif comparés avec l'apport d'énergie d'une ration maximum, en relation avec la température. Les valeurs physiologiques de la nourriture indiquent l'énergie nette disponible.

TABLEAU 2. Coûts énergétiques du taux métabolique actif et absorption quotidienne chez des saumons nerka de l'année en relation avec la température.

	Taux de mét. actif		Ration maximum		
			Quantité	Équival.	Valeur physiol.
Temp (C)	(mg O_2/kg par h)	(kcal/kg par h)	(% p. sec jour)	(kcal/kg par h)	(kcal/kg par h)
1	470[a]	1.58	3.0	1.92	1.38
5	514	1.74	5.5	3.52	2.53
10	627	2.11	6.8	4.35	3.13
15	895	3.01	7.2	4.61	3.32
20	852	2.86	8.1	5.18	3.73
24	848	2.85	6.0[b]	3.84	2.76

[a]Déterminé par extrapolation.
[b]Temp. = 23.3 C; valeur très sensible à la température, à très grande variance.

courbe semble être le résultat de l'action limitante de l'oxygène dans de l'eau douce saturée d'air, au-delà de 15 C (Brett 1964, analysé plus à fond par Fry 1971). Quelle qu'en soit la raison, la forme de cette courbe diffère de celle qui s'applique à l'absorption maximum de nourriture (R_{max}): cette dernière s'élève en une courbure concave jusqu'à 20 C et baisse ensuite brusquement à mesure que l'appétit et l'efficacité de conversion diminuent avec l'approche de la température létale supérieure.

Pour des saumons nerka de cette taille, la valeur physiologique de la nourriture (R_{max}) fournit encore suffisamment d'énergie nette pour répondre pleinement aux besoins du métabolisme actif, sauf aux limites extrêmes de tolérance de température (fig. 2). Cependant, comme nous l'avons déjà mentionné, l'absorption d'énergie diminue avec l'augmentation de la taille à un degré tel que les plus gros poissons (pesant plus de 50 g tout au plus) ne pourraient consommer assez de nourriture pour répondre aux besoins énergétiques du métabolisme actif. Ceci suppose que les poissons forcés de maintenir un taux métabolique exceptionnellement élevé ne pourraient pas le compenser par une augmentation significative de nourriture au-delà du maximum mesuré jusqu'à maintenant.

Énergie disponible

SPHÈRE D'ACTIVITÉ

La figure 3 montre la sphère métabolique d'activité en relation avec les taux métaboliques respectifs actif et normal, et la vitesse de nage maximum soutenue. Un taux métabolique normal accru à de hautes températures sans augmentation de métabolisme actif cause un déclin prononcé de la sphère d'activité au-delà de 15 C. Ceci est accompagné d'un déclin parallèle de la vitesse de nage soutenue. Le taux continu maximum auquel l'énergie peut être fournie pour la locomotion est approximativement 2.75 kcal/kg par h. Pour la longueur moyenne des saumons nerka expérimentaux (18.8 cm), la vitesse atteinte était de 77.4 cm/s ou 4.12 longueurs/s (Brett 1964).

SPHÈRE DE CROISSANCE

La figure 3 montre une compilation semblable des relations taux d'alimentation-croissance, pour fins de comparaison à l'intérieur de et entre les deux systèmes énergétiques. La similarité de forme entre les courbes représentant la sphère de croissance et le taux de croissance est apparente, ce qui justifie le calcul de la sphère de croissance à partir de mesures de $R_{max}-R_{maint.}$ On estime à 2.9 kcal/kg par h à 15 C l'énergie maximum disponible pour la croissance. La chute brusque de la courbe représentant la sphère au-delà de 20 C se reflète dans un déclin parallèle du taux de croissance, en dépit d'une absorption de nourriture d'environ 2.5 kcal/kg par h à 23 C.

Il est évident qu'on ne peut utiliser la sphère métabolique d'activité pour prédire le taux de croissance × les relations de température avec un degré quelconque de précision. Comme nous l'avons suggéré dans l'introduction, on ne peut s'attendre qu'une expression universelle puisse s'appliquer directement à un processus anabolique. Dans ce sens, « sphère d'activité » a certaines limitations par rapport au type d'activité considéré. C'est pourquoi nous avons employé à la fig. 3 le terme « sphère métabolique » comme étant plus approprié. Plus précisément, il serait peut-être préférable d'employer « sphère universelle » et « sphère anabolique »; cependant, ce point est soulevé non pas dans le but d'alourdir les concepts par une terminologie supplémentaire, mais plutôt dans le but de faire une distinction qui devrait conduire à une meilleure compréhension.

Nous en concluons que les mesures de ration sont un moyen simple de déterminer la sphère de

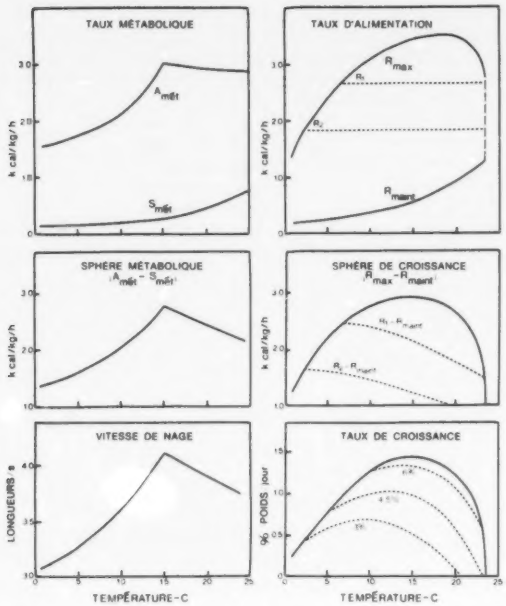


FIG. 3. Comparaison des taux métaboliques et alimentaire employés dans la détermination des sphères d'activité respectives, avec leurs taux de nage et de croissance correspondants. Les valeurs physiologiques ont servi à déterminer l'énergie nette fournie par la nourriture. Deux paliers hypothétiques de ration limitée (R_1, R_2 — lignes pointillées) ont été appliqués aux taux d'alimentation. La sphère de croissance est réduite de la façon indiquée. Pour fins de comparaison, les taux de croissance observés chez des fingerlings de saumon nerka sont indiqués en relation avec divers niveaux de ration limitée (Brett et al. 1969).

croissance, et que le concept général de sphère d'activité est confirmé de la façon décrite pour la première fois par Fry en 1947.

S'il en est réellement ainsi, il en découle que l'application d'un *facteur limitant* (moins de nourriture disponible) à la sphère de croissance devrait permettre de prédire le type de croissance qui en résultera en relation avec la température, un *facteur contrôlant*. À la fig. 3, deux paliers hypothétiques de ration restreinte ont été appliqués au taux de croissance, et on a déterminé la sphère de croissance qui en résulte; ceci, à son tour, a été comparé avec des relations de croissance observées et publiées par Brett et al. (1969). Il est assez évident que le modèle peut servir à des prédictions, surtout pour la détermination de la température optimum à choisir pour la croissance en rapport avec une ration diminuée (comme résultat de l'interaction température × ration). C'est un argument de plus en faveur de l'utilité du concept de sphères.

Remerciements

J'ai eu l'avantage, au cours des ans, d'avoir eu avec M. F. E. J. Fry bien des discussions stimulantes sur les effets de l'environnement. D'autres associations qui m'ont été profitables ont été celles de M. C. E. Warren et de M. G. D. Stuffer, ce dernier poursuivant des études de Ph.D. à l'Université de Washington. Ces études portent en partie sur des questions soulevées plus haut, et nous remercions ici ces personnes.

BLAXTER, K. L. [ed]. 1965. Energy metabolism. Academic Press, Inc., New York, N.Y. 450 p.

BRAFIELD, A. E., AND D. J. SOLOMON. 1972. Oxy-calorific coefficients for animals respiring nitrogenous substrates. Comp. Biochem. Physiol. 43A: 837–841.

BRETT, J. R. 1964. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. J. Fish. Res. Board Can. 21: 1183–1226.

1970. Fish — the energy cost of living, p. 37–52. *Dans* W. J. McNeil [ed.] Marine aquiculture. Oregon State University Press, Corvallis, Oreg.

1973. Energy expenditure of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, during sustained performance. J. Fish. Res. Board Can. 30: 1799–1809.

BRETT, J. R., AND N. R. GLASS. 1973. Metabolic rates and critical swimming speeds of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in relation to size and temperature. J. Fish. Res. Board Can. 30: 379–387.

BRETT, J. R., J. E. SHELBOURN, AND C. T. SHOOP. 1969. Growth rate and body composition of fingerling sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in relation to temperature and ration size. J. Fish. Res. Board Can. 26: 2363–2394.

BRODY, S. 1945. Bioenergetics and growth. Reinhold, New York, N.Y. 1023 p.

BROWN, M. E. 1957. Experimental studies of growth, p. 361–400. *Dans* M. E. Brown [ed.] Physiology of fishes. Vol. 1. Academic Press, Inc., New York, N.Y.

FRY, F. E. J. 1947. Effects of the environment on animal activity. Univ. Toronto Stud. Biol. Ser., 55, Publ. Ont. Fish. Res. Lab. 68: 1–62.

1957. The aquatic respiration of fish, p. 1–63. *Dans* M. E. Brown [ed.] Physiology of fishes. Vol. 1. Academic Press, Inc., New York, N.Y.

1971. The effect of environmental factors on the physiology of fish, p. 1–98. *Dans* W. S. Hoar and D. J. Randall [ed.] Fish physiology. Academic Press, Inc., New York and London.

HALVER, J. E. [ed.] 1972. Fish nutrition. Academic Press, Inc., New York and London. 713 p.

HASKELL, D. C. 1959. Trout growth in hatcheries. N.Y. Fish Game J. 6: 204–237.

KLEIBER, M. 1961. The fire of life. An introduction to animal energetics. John Wiley and Sons, Inc., New York, N.Y. 454 p.

KREUEGER, H. M., J. B. SADDLER, G. A. CHAPMAN, I. J. TINSLEY, AND R. R. LOWRY. 1968. Bioenergetics, exercise, and fatty acids of fish. Am. Zool. 8: 119–129.

KUTTY, M. N. 1968. Respiratory quotients in goldfish and rainbow trout. J. Fish. Res. Board Can. 25: 1689–1728.

1972. Respiratory quotient and ammonia excretion in *Tilapia mossambica*. Mar. Biol. 16: 126–133.

PALOHEIMO, J. E., AND L. M. DICKIE. 1966. Food and growth of fishes. III. Relations among food, body size and growth efficiency. J. Fish. Res. Board Can. 23: 1209–1248.

PHILLIPS, A. M. JR. 1969. Nutrition, digestion, and energy utilization, p. 351–432. *Dans* W. S. Hoar and D. J. Randall [ed.] Fish physiology. Vol. 1. Academic Press, Inc., New York and London.

PHILLIPS, A. M. JR., AND D. R. BROCKWAY. 1959. Dietary calories and the production of trout in hatcheries. Prog. Fish Cult. 21: 3–16.

STAUFFER, G. D. 1973. A growth model for salmonids reared in hatchery environments. Ph.D. Thesis. Univ. Washington, Seattle, Wash. 213 p.

WARREN, C. E. 1971. Biology and water pollution control. W. B. Saunders Co., Philadelphia, Pa. 434 p.

Prédation, rendement et efficacité écologique dans les chaînes alimentaires aquatiques[1]

L. M. DICKIE

Département d'océanographie, Université Dalhousie, Halifax, N.-É.

DICKIE, L. M. 1976. Prédation, rendement et efficacité écologique dans les chaînes alimentaires aquatiques. FRB Report No. 5: 17–20.

Supposant que les biomasses et les tailles des prédateurs et des proies sont constantes, nous démontrons à l'aide d'équations écologiques fondamentales que les taux de prédation relatifs doivent augmenter rapidement à mesure que le niveau trophique baisse dans les chaînes alimentaires aquatiques et se rapproche de la production primaire. Nous examinons les implications d'une telle conclusion sur l'exploitation de différents maillons de la chaîne alimentaire.

DICKIE, L. M. 1976. Predation, yield, and ecological efficiency in aquatic food chains. FRB Report No. 5: 17–20.

Given constancy of biomasses and sizes of predators and prey, the basic ecological equations are used to show that relative predation rates must increase rapidly as trophic level in aquatic food-chains drops towards primary production. The implications of this conclusion for exploitation at different food-chain levels is discussed.

La théorie écologique des systèmes de production requiert des formules qui permettront de la vérifier expérimentalement. Pour toute science fondée sur l'observation, c'est une condition difficile à remplir. Ceci est particulièrement vrai des systèmes biologiques aquatiques, à cause de l'incertitude d'échantillonnages successifs pour lesquels les échelles d'hétérogénéité sont si peu connues. C'est pourquoi on est tenté de subsistuer des observations dans le temps par des observations de propriétés stables contrastantes d'interactions prédateurs–proies comme il en existe à différents paliers du système trophique. Les propriétés générales des « chaînes alimentaires » peuvent maintenant être suffisamment bien comprises pour permettre l'élaboration d'hypothèses de ce type, qui pourraient être vérifiées au niveau du mécanisme qui les règle. Des tests de cette nature seraient particulièrement utiles et nous donneraient plus de confiance dans l'interprétation des résultats d'expériences à grande échelle, telles que celles entreprises en vue de gérer l'exploitation des ressources halieutiques.

Relations des chaînes alimentaires

Slobodkin (1972) fait remarquer qu'en mesurant l'efficacité écologique, nous considérons des relations entre trois paliers successifs dans un système trophique de flux énergétique. C'est-à-dire, partant d'un niveau trophique intermédiaire « n », nous considérons également des relations avec un prédateur à un niveau trophique supérieur, $n + 1$, et avec une proie à un niveau inférieur, $n - 1$. Utilisant cette terminologie, nous pouvons définir les relations entre la production, la biomasse et le rendement, comme suit:

$$P_n = K_n I_n$$

et

$$Y_{n+1} = F_{n+1} B_n$$

[1]Cet article fait partie des comptes rendus d'un colloque tenu au Harkness Laboratory of Fisheries Research, parc Algonquin, Ontario, en octobre 1974, en l'honneur de M. le professeur F. E. J. Fry, M.B.E., M.A., Ph.D., D.Sc., F.R.S.C.

C'est-à-dire, la production (P) d'organismes au niveau n est une fonction quelconque de l'efficacité de l'utilisation (K) de la nourriture qu'ils absorbent (I), là où leur rapport de nourriture $I_n = Y_n$, c'est-à-dire le rendement qu'ils obtiennent de leurs proies. Cependant, le rendement par unité de temps prélevé par un prédateur au niveau trophique $n + 1$ (Y_{n+1}) est une fonction (F) de la prédation et de la biomasse moyenne (B_n) des organismes proies. La fraction de biomasse enlevée par prédation (F_{n+1}) est le taux instantané d'enlèvement, mesuré sur l'intervalle pour lequel P est également mesuré. Ce taux représente donc la probabilité qu'un organisme au niveau n meure par suite de l'action de ses prédateurs, et est proportionnelle à une fonction de l'abondance, de l'activité et de l'efficacité de consommation des prédateurs. C'est-à-dire, F_{n+1} est une propriété du prédateur d'où provient le rendement et est identique à la mortalité instantanée due à la pêche, telle que définie dans les publications sur les pêches (Ricker 1975). Nous avons donc devant nous les propriétés impliquant trois niveaux trophiques successifs. Avec ces définitions, nous pouvons écrire (Dickie 1972):

$$\frac{Y_{n+1}}{I_n} = F_{n+1} \times \frac{B_n}{P_n} \times K_n \qquad (1)$$

où Y_{n+1}/I_n est le rapport des apports de nourriture à deux paliers trophiques successifs. C'est-à-dire, il est une mesure de l'« efficacité écologique », telle que définie par Slobodkin (1960). Il est apparent, d'après nos études, que l'efficacité écologique peut être définie explicitement en termes de trois facteurs: le taux de prédation (F_{n+1}), le temps de turnover ou la réciproque du taux spécifique d'augmentation de la biomasse ($P_n/B_n = \frac{dB_n}{dt} \times \frac{1}{B_n}$) et l'efficacité de production brute (K_n), qui peut être estimée à l'aide d'expériences à court terme par l'efficacité de croissance brute.

On peut de plus noter qu'au point d'équilibre, le taux de production et le taux de mortalité total (Z_n) d'un stock doivent être les mêmes. Si, nous conformant à la littérature sur les pêches, nous définissons la mortalité des organismes non due à la prédation comme étant M_n, le taux de turnover ou taux spécifique de production peut être représenté comme suit:

$$\frac{P_n}{B_n} = (F_{n+1} + M_n) = Z_n$$

Ces définitions nous permettent de produire, en parallèle avec la définition de l'efficacité écologique, deux autres équations établissant la relation entre la production et la biomasse à deux paliers trophiques successifs:

$$\frac{P_n}{P_{n-1}} = \frac{K_n I_n}{K_{n-1} I_{n-1}} = K_n \times \frac{F_n}{Z_{n-1}} \qquad (2)$$

$$\frac{B_n}{B_{n-1}} = \frac{P_n}{P_{n-1}} \times \frac{Z_{n-1}}{Z_n} \qquad (3)$$

Une référence à l'équation (1) permettra de mieux apprécier les avantages qu'il y a à présenter les relations de cette façon. C'est-à-dire, l'efficacité écologique, l'efficacité de croissance et les temps de turnover ont tous été l'objet d'études expérimentales spéciales dans les écosystèmes aquatiques. Présentées sous cette forme, les données disponibles peuvent, semble-t-il, être utilisées pour nous renseigner sur les taux de prédation (F_{n+1}), moins bien connus.

Dans ce cas particulier, notre principal intérêt réside dans les taux de prédation relative que révèle une comparaison de paliers trophiques successifs. Substituant l'équation (2) dans l'équation (3), nous obtenons un analogue de l'équation (1):

$$\frac{B_n}{B_{n-1}} = F_n \times \frac{B_n}{P_n} \times K_n$$

Substituant à partir de (1) le terme commun B_n/P_n, on obtient:

$$\frac{B_n}{B_{n-1}} = \frac{F_n}{F_{n+1}} \times \frac{Y_{n+1}}{I_n} \qquad (4)$$

C'est-à-dire, le rapport des biomasses de deux paliers trophiques successifs d'une chaîne alimentaire semble être le même que l'efficacité écologique, corrigée par le rapport des taux de prédation impliqués. Dans l'équation (4), le numérateur du terme de la prédation relative est le taux de prédation par la biomasse « supérieure » sur le biomasse inférieure, alors que le dénominateur représente le taux de prédation sur le palier trophique supérieur par ses propres prédateurs.

Interprétations

Une fois clarifiées les définitions à l'aide de l'équation (4), il nous vient à l'esprit certaines caractéristiques qui nous aident à interpréter les observations dans les systèmes naturels.

En premier lieu, l'équation suggère que le rapport des biomasses de paliers trophiques successifs est indépendant de la taille moyenne relative des individus à ces paliers, sauf dans leur rapport avec les taux de prédation. Kerr (1974) est arrivé à la même conclusion. Cet auteur, tout comme Sheldon et al. (1972), fonde ses arguments sur les ressemblances

entre les rapports de taux métaboliques et de croissance liés à la taille. Kerr ne rapproche pas ses autres variables indépendantes de l'efficacité écologique. La similarité de ces résultats avec ceux de l'équation (4) suggère, cependant, que l'efficacité écologique est elle-même une réflexion de la règle universelle métabolisme-taille, qui émerge comme une « Loi biologique » fondamentale.

D'un intérêt particulier ici est le fait que les arguments de Kerr l'amenèrent à conclure qu'avec un rapport donné de grosseurs de particules de proies à prédateurs de l'ordre typique parmi les poissons, le rapport de la biomasse des prédateurs à la biomasse des proies doit être de l'ordre de 1:1.2. Ce rapport est à peu près le même que le rapport de biomasses observé par Sheldon et al. (1972) dans la zone pélagique des océans. En termes de l'équation (4), de telles observations sur les rapports de biomasses de paliers trophiques, ainsi que des renseignements sur les efficacités écologiques nous éclairent sur les taux de prédation relative, plus évasifs mais d'importance pratique.

Slobodkin (1960) semble être le premier à suggérer que les efficacités écologiques sont probablement de l'ordre de 0.10. Plus récemment, cependant, Steele (1974) présente des arguments convaincants à l'effet que dans le monde aquatique statistique–mécanique à trois dimensions, cette valeur est plus élevée — de l'ordre de 0.20. Dans le langage de l'équation (4), il en résulte donc que $0.8 = \frac{F_n}{F_{n+1}} \times .20$, d'où $F_n/F_{n+1} = 4$. C'est-à-dire, à mesure qu'on descend dans la chaîne alimentaire naturelle vers la production primaire, le taux d'exploitation par prédation entre les paliers trophiques doit augmenter d'environ quatre fois pour chaque abaissement de niveau trophique.

Que le degré d'utilisation de la production dans les chaînes alimentaires inférieures doit être très élevé, est évident depuis plusieurs années pour les planctonologues (cf. Platt et al. 1976). Relativement parlant, les taux d'exploitation observés chez les poissons sont beaucoup plus bas. Cependant, la suggestion qu'offre le résultat de Sheldon, à savoir qu'il peut y avoir régularité parmi les paliers trophiques en fonction du niveau relatif dans la hiérarchie, est une constatation surprenante et intéressante. Si cette hypothèse est vérifiée, les conséquences seraient importantes tant pour l'écologie générale que pour les pêches.

On peut à prime abord conclure que pour chaque élévation de palier trophique dans les chaînes alimentaires, on perd approximativement 85% de la production absorbée par les décomposeurs et autres « prédateurs prudents » dont l'alimentation n'augmente pas la probabilité de mortalité des organismes ingérés (i.e. près de la mort due à d'« autres causes »). Inversement, il semble que dans la mer une forte proportion de substrat pour les décomposeurs doit d'abord apparaître sous forme de particules plus grosses.

Une seconde conséquence importante touche les effets d'exploitations artificielles. Avec des rapports de prédation aussi élevés, la diminution d'abondance des prédateurs, comme cela se produit quand une pêcherie intensive réduit brusquement l'abondance des grands individus ichtyophages d'une espèce, devrait entraîner une augmentation substantielle de la biomasse des proies. Si le prédateur supérieur (la pêcherie) possède une technologie qui lui permet de consommer et d'utiliser ses proies directement, il semble qu'un tel raccourcissement de la chaîne alimentaire devrait avoir comme résultat des augmentations substantielles des prises par unité d'effort du prédateur supérieur. Des effets de cette nature peuvent expliquer, du moins en partie, la croissance spectaculaire des pêches pélagiques telles celles du hareng et du capelan, là où il y a eu de fortes augmentations dans l'intensité des pêches démersales traditionnelles de la morue, un de leurs principaux prédateurs.

Comme troisième conséquence, ressortant d'une considération élémentaire des relations de taille et de production, dans les conditions mentionnées ici, une *quantité* donnée de rendement d'un palier trophique plus bas n'est seulement que de 15% du taux de mortalité qu'elle représenterait au palier de son prédateur.

Des déductions de cette sorte ne font que rendre explicite ce qui est tacitement reconnu depuis plusieurs années, à savoir l'importance que doit avoir le prédateur dans la structure des chaînes alimentaires marines. Dans le cas de l'exploitation des pêches, cependant, les conséquences que peut avoir ce principe pour la gestion de la structure de la chaîne alimentaire sont très grandes. On pourrait conclure par exemple, qu'on devrait accorder, plus que dans le passé, aux études des liens de la chaîne alimentaire et de la technologie de capture beaucoup plus d'attention qu'aux intensités de pêche totales et aux calculs de « rendement maximum soutenu ». Parce que de tels effets sont possibles, on serait justifié de consacrer un effort considérable à la vérification de la validité et de l'applicabilité de la formule pour ce qui est de l'interprétation des événements qui se produisent dans les systèmes naturels. De telles vérifications peuvent être faisables par une étude des mécanismes logiques comparés aux mécanismes réels qui agissent au niveau des chaînons individuels physiologiques–éthologiques, prédateurs–proies des chaînes alimentaires en relation avec la productivité ou les différences de biomasses.

Dickie, L. M. 1972. Food chains and fish production, p. 201–221. *Dans* Environmental conditions in the NW Atlantic. Int. Comm. Northwest Atl. Fish., Spec. Publ. 8: 254 p.

Kerr, S. R. 1974. Theory of size distribution in ecological communities. J. Fish. Res. Board Can. 31: 1859–1862.

PLATT, T., K. DENMAN, AND A. JASSBY. 1976. Modelling primary production. *Dans* J. H. Steele [ed.] The seas. Vol. 6. Wiley-Interscience Publishers, New York, N.Y. (Sous presse)

RICKER, W. E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. Bull. Fish. Res. Board Can. 191: 382 p.

SHELDON, R. W., A. PRAKASH, AND W. H. SUTCLIFFE JR. 1972. A size distribution of particles in the ocean. Limnol. Oceanogr. 17: 327–340.

SLOBODKIN, L. B. 1960. Ecological energy relationships at the population level. Am. Nat. 94: 213–236.

1972. On the inconstancy of ecological efficiency and the form of ecological theories. Trans. Com. Acad. Arts Sci. 44: 293–305.

STEELE, J. H. 1974. The structure of marine ecosystems. Harvard University Press, Cambridge, Mass. 128 p.

Croisements sélectifs et hybridation dans la gestion des pêches[1,2]

PETER IHSSEN

Fish and Wildlife Research Branch, Ontario Ministry of Natural Resources, Maple, Ont.

IHSSEN, P. 1976. Croisements sélectifs et hybridation dans la gestion des pêches. FRB Report No. 5: 20–25.

Nous discutons de croisements sélectifs effectués chez les poissons selon des méthodes génétiques quantitatives. Sous ce rapport, les poissons ont sur les autres animaux d'élevage l'avantage de posséder un potentiel reproducteur relativement élevé et de faibles barrières à la reproduction.

Le maintien de stocks de poissons dans des habitats artificiels peut causer des changements génétiques indésirables, tels que perte d'hétérozygosité résultant de croisements consanguins et perte de santé. Nous indiquons des moyens de minimiser la consanguinité. Nous suggérons qu'on étudie les croisements entre eux de lignées consanguines et d'hybrides au sein de lignées et même d'espèces, afin de créer des niveaux élevés d'hétérozygosité et d'hétérosité ou vigueur des hybrides.

IHSSEN, P. 1976. Selective breeding and hybridization in fisheries management. FRB Report No. 5: 20–25.

Selective breeding of fish using quantitative genetic techniques is discussed. Fish offer advantages over other livestock for selective breeding procedures because of their relatively high reproductive potential and low reproductive barriers.

Maintaining fish stocks in artificial environments can cause undesirable genetic changes such as loss in heterozygosity due to inbreeding and loss in fitness. Methods to minimize inbreeding are given. The study of cross breeds of inbred lines, and hybrids among strains or even species, to produce high levels of heterozygosity and heterosis or hybrid vigor is suggested.

[1]Cet article fait partie des comptes rendus d'un colloque tenu au Harkness Laboratory of Fisheries Research, parc Algonquin, Ontario, en octobre 1974, en l'honneur de M. le professeur F. E. J. Fry, M.B.E., M.A., Ph.D., D.Sc., F.R.S.C.

[2]Contribution n° 75–15 de la Fish and Wildlife Research Branch, Ontario Ministry of Natural Resources, Maple, Ont.

Il y a depuis quelque temps un renouveau d'intérêt parmi les scientifiques des pêches à appliquer à l'aquiculture, y compris la mariculture et l'élevage en étang, les mêmes principes de génétique quantitative que ceux qui ont été utilisés avec succès en agriculture. Les éleveurs de poissons commerciaux et les biologistes et gestionnaires d'établissements de pisciculture gouvernementaux ont pendant plusieurs décennies pratiqué des croisements sélectifs de leurs stocks. Par contre, on a rarement utilisé des méthodes d'élevage, comme on le fait en agriculture, fondées sur les plus récentes découvertes en génétique quantitative et en génétique des populations. Récemment, cependant, surtout en Russie, en Norvège, en Israël, en Allemagne et aux É.-U., on a entrepris des programmes d'ichtyogénétique fondés sur les méthodes modernes d'élevage des animaux. On a étudié des caractères tels le rythme de croissance, la résistance à certaines maladies, les caractères morphologiques et la tolérance à la température. On a dans certains cas manipulé ces caractères par croisements sélectifs et hybridation. Depuis plusieurs années, on fait la sélection sur un hybride entre le touladi (*Salvelinus namaycush*) et l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*), appelé truite moulac. M. Fry a fourni le stimulus initial à ce programme.

Avant de discuter de certains aspects du protocole d'élevage sélectif, il est bon de développer quelques concepts fondamentaux.

La valeur phénotypique d'un individu P peut être exprimée comme la somme de la valeur génotypique G et la déviation par l'environnement E, i.e. $P = G + E$. Jusqu'à maintenant dans ce colloque, on a mis l'accent sur l'effet de l'environnement sur le phénotype, ce dernier demeurant constant. Dans les croisements sélectifs, on manipule le phénotype en faisant varier le génotype, gardant ordinairement l'environnement constant. La variance de P, appelée variance phénotypique, V_P, est égale à la somme de la variance génotypique V_G et de la variance de l'environnement V_E, ignorant la corrélation et l'interaction de l'environnement. Il nous faut souligner cependant qu'on a parfois constaté que, pour des caractères se rapportant à la santé physique, tels que le rythme de croissance et la survie, les interactions génotypiques de l'environnement sur une gamme étendue d'environnements, comme en pisciculture et à l'état sauvage par exemple, étaient assez grandes. La variance génotypique peut être exprimée comme la somme des composantes dues aux effets additifs des allèles, appelés variance génétique additive, interaction entre allèles sur un même locus (effets de dominance), et interaction entre allèles sur des loci différents (effets épistatiques). Seule la variance génotypique additive peut être exploitée directement par les méthodes normales de croisements sélectifs, car la valeur d'un individu pour la reproduction est partiellement cachée par ces interactions de dominance et d'épistasie. La variance génotypique additive peut être estimée à partir de données sur des individus ayant un ou deux parents en commun, à partir de parents et de leur progéniture et à partir de lignées consanguines. On appelle héritabilité, h^2, le rapport entre la variance génotypique additive V_A et la variance phénotypique totale, i.e. $h^2 = V_A/V_P$. Des exemples d'estimés d'héritabilité chez les poissons sont :

Espèce	Caractère	h^2
Truite moulac	Survie des jeunes	0.76 (Ayles 1974)
" "	Résistance aux temp. élevées	0.38 (Ihssen 1973)
" "	Rétention des gaz dans la vessie gazeuse	0.20 (Butler 1968)
Saumon atlantique	Résistance aux vibrioses	0.10 (Gjedrem et Aulstad 1974)
" "	Croissance	0.60 (Lindroth 1972)
Carpe	Poids des fingerlings	0.10–0.20 (Kirpichnikov 1966)

Il est important d'estimer V_A et de là h^2 parce que la réponse à la sélection par génération, R, est proportionnelle à l'héritabilité, i.e. $R = Sh^2$. S, la constante de proportionalité, est égale à la différentielle de sélection telle que mesurée par différence entre la moyenne phénotypique d'individus choisis et celle de la population entière. La réponse à la sélection est ordinairement exprimée en termes d'intensité de sélection *i*, qui est défini comme étant S/σ_P, où σ_P est l'écart type phénotypique. Ainsi, $R = i\sigma_P h^2$ (Falconer 1967). Par exemple, pour la rétention des gaz dans la vessie gazeuse de la truite moulac, $i \cong 1.3$, $\sigma_P \cong 4$ cm Hg et $h^2 \cong 0.20$ (voir Tait 1970 pour une explication des unités et des techniques expérimentales de sélection). Donc, $R \cong 1.0$ cm Hg par génération. Après deux générations de sélection, le gain réel est d'environ 1.8 cm Hg comparativement au gain anticipé de 2.0 cm Hg. En principe, on ne peut prédire la réponse à la sélection pour plus d'une génération, car V_G, et de là h^2, sont modifiés après chaque sélection. Cependant, on a constaté qu'en pratique, h^2 demeure constant pendant plusieurs générations.

Plusieurs espèces de poissons, y compris les salmonidés, ont certains avantages sur les autres animaux d'élevage. Grâce à de faibles barrières reproductrices et à une facilité de fécondation croisée artificielle, on a produit des hybrides interraciaux, interspécifiques et même intergénériques. L'hybridation permet de combiner dans une lignée ou un hybride plusieurs caractères désirables et d'exploiter la vi-

gueur de l'hybride, comme on l'a fait en agriculture (pour une analyse de l'hybridation chez les poissons, voir Butler 1968). La truite moulac, chez laquelle les caractéristiques désirables de l'ombre de fontaine et du touladi sont combinées, est un exemple de ce que nous disons plus haut. En outre, à cause du potentiel reproducteur relativement élevé de la plupart des espèces de poissons (comparé à celui d'autres animaux d'élevage) les intensités de sélection peuvent être très élevées, produisant de grandes réponses de sélection à chaque génération. Chez plusieurs espèces de poissons d'importance commerciale, la fécondation peut être contrôlée au point de pouvoir produire des croisements diallèles complets, une technique en vertu de laquelle des mâles *n* et des femelles *m* sont croisés de toutes les façons possibles en divisant les oeufs de chaque femelle en lots et en fécondant chaque lot avec du sperme de l'un des mâles *n*. Ce protocole expérimental, ordinairement possible pour les plantes seulement, est très efficace lorsqu'il s'agit d'estimer les composantes de la variance génotypique, de même que les effets parentaux.

Les programmes de gestion des pêches, surtout ceux qui comportent l'élevage des poissons dans un environnement artificiel durant au moins une partie de leur cycle biologique, peuvent causer des changements génétiques indésirables. Par exemple, certains stocks de carpes d'élevage, par comparaison à la carpe sauvage, ont de pauvres propriétés sanguines et une survie générale affaiblie; et certaines lignées domestiques de truites ont une durée de vie plus courte que la lignée sauvage dont elles proviennent. De tels changements génétiques doivent être considérés non seulement pour les programmes visant à la revalorisation des populations naturelles, mais également pour des programmes strictement aquicoles où il est désirable de maintenir un stock spécial, sans autre changement génétique, d'individus produits par croisements sélectifs ou par hybridation.

On a démontré que les populations naturelles étaient génétiquement très variables (voir Lewontin 1974 pour revue). On a estimé par exemple que l'hétérozygosité moyenne par locus chez *Drosophila pseudoobscura* était d'environ 35%. Comment un niveau aussi élevé de variablité génétique peut être maintenu dans une population naturelle a été l'objet de bien des discussions et même de polémiques animées. On a prétendu que par une sélection équilibrante dans laquelle l'hétérozygote est en meilleure condition physique que l'un ou l'autre homozygote permet de maintenir de hauts niveaux d'hétérozygosité. Il en résulte que la condition physique moyenne de la population dépend du niveau d'hétérozygosité. Ce point de vue est corroboré par des expériences de mesure d'affaiblissement dûs à la consanguinité dans lesquelles on observe une perte de santé physique liée à une perte d'hétérozygosité. Par ailleurs, il me faut souligner qu'on a également démontré (Crow et Kimura 1970) que le degré d'hétérozygosité observé chez des populations naturelles ne pouvait être expliqué par la seule sélection équilibrante.

D'un point de vue pratique, le problème réside dans le changement de constitution génétique de populations de poissons résultant des pratiques de gestion. Par exemple, les programmes de croisements sélectifs ont démontré qu'en général il y avait avantage à augmenter l'hétérozygosité d'un stock, alors que les croisements consanguins et la diminution d'hétérozygosité qui en résulte sont généralement préjudiciables.

La principale caractéristique des techniques de pisciculture, surtout celle des salmonidés, est que, dans l'environnement protégé d'un élevage artificiel, la survie, surtout aux premiers stades de vie, augmente de façon dramatique. En fait, le processus de sélection naturelle est presque complètement arrêté, avec une survie s'élevant communément à plus de 90% comparativement à une mortalité de plus de 90% dans des conditions naturelles et pour la même période du cycle biologique. Cette diminution de pression de sélection naturelle peut entraîner une diminution substantielle du niveau d'hétérozygosité pour des loci associés à la survie dans un milieu naturel. L'exemple simple qui suit illustre cet effet pour un locus à deux allèles A, *a* et condition physique

AA	*Aa*	*aa*	
$1 - S_1$	1	$1 - S_2$,	$1 > S_2 > S_1 > 0$

où S_1 et S_2 sont les coefficients de sélection et l'allèle nuisible, *a*, est maintenu dans la population par sélection équilibrante. Au point d'équilibre, la quantité d'hétérozygosité est donc représentée par

$$H = \frac{2S_1S_2}{(S_1 + S_2)^2}$$

et la supériorité moyenne de condition physique de l'hétérozygote est représentée par $\frac{S_1+S_2}{2}$. Si S_1 tend vers zéro et que la supériorité de l'hétérozygote diminue et S_2 demeure limité, H devient zéro. Un stock qui a accumulé une dette en santé physique de cette façon dans un environnement protégé pourra fort bien avoir à la payer s'il est introduit dans un milieu plus compétitif.

Les poissons de peuplement artificiel sont ordinairement la progéniture de beaucoup moins de parents que ne le sont les poissons sauvages. L'efficacité même des techniques d'élevage permet de maintenir un stock reproducteur relativement petit par rapport au nombre de descendants. Les géniteurs eux-mêmes sont quelquefois des descendants d'un nombre encore plus petit d'individus ne représentant qu'un sous-échantillon très limité de la population naturelle. La base génétique de

la population est donc très étroite, surtout si l'on considère que le sous-échantillon de la population indigène est loin d'avoir été prélevé au hasard. Les produits sexuels d'individus sauvages sont ordinairement recueillis à un endroit particulier et à un temps spécifique de la migration ou du rassemblement de fraie. Cette pratique donne un sous-échantillon biaisé du pool génétique de la population indigène, étant donné que les stocks de poissons sont constitués de sous-populations adaptées à la fois dans le temps et dans l'espace.

La proportion d'hétérozygotes qui demeurent après t générations dans une population dont le nombre effectif est N_i à la génération i est

$$\prod_{i=0}^{t-1}\left(1-\frac{1}{2N_i}\right) \quad \text{(Crow et Kimura 1970)}$$

Le nombre effectif N_i est égal au nombre réel de géniteurs si l'accouplement se fait au hasard; si l'on utilise des nombres égaux de mâles et de femelles; si la population n'augmente ni ne diminue; et si la distribution du nombre de descendants par accouplement est binomiale.

Si l'on utilise des nombres différents de mâles et de femelles, comme c'est généralement le cas en pisciculture où moins de mâles que de femelles sont utilisés, le nombre effectif N_e est plus petit que le nombre réel, ce qui cause une consanguinité plus rapide.

$N_e = \frac{4N_fN_m}{N_m+N_f}$ où N_m et N_f sont le nombre de mâles et de femelles respectivement.

Le nombre effectif comme fonction de la variation de la gradeur de la famille est représenté par

$$N_e = \frac{N_{t-1}\bar{K}-2}{\frac{V_K}{\bar{K}}+\bar{K}-1} \quad \text{(Crow et Kimura 1970)}$$

où $\bar{K}$, V_K sont la moyenne et la variance de la grandeur de la famille et N_{t-1} est le nombre réel à la génération $t-1$. $N_e = N_{t-1}$ si la variation de la grandeur de la famille est binomiale. La variation de la grandeur de la famille est plus grande que la variance binomiale si, par exemple, une proportion significative des accouplements produit peu ou pas de descendants. Ceci peut se produire si l'on pratique la fécondation artificielle, car il est difficile chez certaines espèces de choisir des femelles au bon stade de maturité. L'équation indique également qu'on ne peut augmenter le nombre effectif simplement en augmentant la taille de la population. Une telle situation se présente dans les opérations de pisciculture où un grand nombre de géniteurs sont souvent produits à partir d'un petit nombre de parents. Supposons qu'une population de pisciculture provient de 2 mâles et de 10 femelles choisis au hasard parmi une grande population où il n'y a pas consanguinité; supposons également qu'un stock reproducteur de 300 femelles et de 100 mâles est produit par ces poissons et maintenu à ce niveau durant cinq générations subséquentes. La taille effective initiale de la population reproductrice n'est que de 6.7 à cause de la disproportion entre les nombres de mâles et de femelles. Il en résulte que la perte d'hétérozygosité à la première génération est d'environ 7%. Supposant que la distribution de la grandeur de la famille est binomiale $N_i \equiv N_{i-1}$ après la première génération et que la perte d'hétérozygosité demeure à 7% par génération, la perte d'hétérozygosité après cinq générations est d'environ 35%. Alternativement, si la population a été établie à partir de 20 mâles et 20 femelles, la perte d'hétérozygosité après cinq générations n'aurait été que d'environ 7%. On voit donc qu'une bonne part de la consanguinité peut être évitée en utilisant au départ une base de population plus étendue.

La figure 1 démontre le degré de consanguinité pour plusieurs combinaisons de nombres de mâles et de femelles, supposant une distribution binomiale de la grandeur de la famille et maintenant la taille de la population reproductrice constante. On y voit que le degré de consanguinité est déterminé surtout par le nombre de géniteurs du sexe minoritaire. Si l'on peut identifier les descendants issus de même parents, comme c'est le cas pour la plupart des programmes de croisements sélectifs, on peut réduire à zéro la variation dans la taille de la famille en choisissant le même nombre de géniteurs de chaque famille pour la généra-

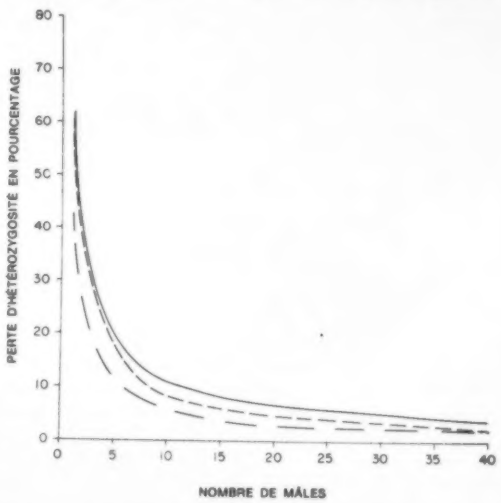


FIG. 1. Perte d'hétérozygosité en pourcentage après huit générations en fonction du nombre de mâles et de femelles. ———— 50 femelles; — — — — nombre infini de femelles; — . — . — . 50 femelles et variation de la grandeur de la famille égale à zéro.

tion suivante. Dans ce cas, la grandeur effective de la population est approximativement doublée, réduisant le degré de consanguinité. La figure 1 donne un exemple de cette situation pour des nombres divers de mâles et 50 femelles.

La fonction de distribution des fréquences de gènes à différents loci, considérant le changement dans la fréquence des gènes avec le temps comme étant un processus stochastique, nous donne une description plus détaillée d'une constitution génétique qui change. On est à étudier le changement dans la fréquence des gènes, changement dû seulement à la taille limitée de la population, indépendamment de la sélection naturelle, et causé par l'échantillonnage au hasard des gamètes (appelé dérive génétique au hasard). Ce faisant, on ignore les mutations et les processus de migration qui peuvent réintroduire une variabilité génétique. La fréquence des gènes dérive au début vers des valeurs intermédiaires jusqu'à ce que la distribution devienne approximativement uniforme. Un nombre de plus en plus grand de loci deviennent fixes pour un certain allèle et éventuellement, tous les loci deviennent fixes. Quand un locus devient fixe pour un allèle, l'autre allèle (ou allèles) disparaît de la population. Le taux de fixation dépend de la taille de la population. Par exemple, partant d'une population entièrement hétérozygote, i.e. chaque locus hétérozygote, d'une taille effective N, 50% des loci deviennent fixes après 2N générations.

Sous les effets combinés de la mutation, de la sélection, de la migration et de la dérive au hasard, la fréquence des gènes atteint un équilibre. La répartition des fréquences de gènes peut être divisée en trois catégories selon la taille de la population (fig. 2) (Wright 1932). On peut considérer ces distributions soit comme la fréquence d'un allèle unique à un locus parmi des petits sous-groupes reproducteurs au sein de la population, soit comme la fréquence d'allèles à différents loci au sein d'un groupe reproducteur. En ce qui concerne les mutations et la migration, « petit » (fig. 2C) signifie $4N\mu < 1$ ou $4Nm < 1$, où μ est le taux de mutation, m le taux de migration et N la taille effective de la population. 4Nm peut ne pas être petit si les migrants constituent une portion significative de la population. Étant donné que les taux de mutation naturelle sont ordinairement de l'ordre de 10^{-5}, les mutations ont un effet important sur la distribution seulement dans le cas de grandes populations. Dans une petite population, la distribution des fréquences des gènes se fait selon un processus au hasard et la plupart des gènes sont éventuellement soit fixés soit perdus, donnant naissance à des génotypes non adaptifs, car la déviation au hasard plutôt que la sélection détermine la distribution. En outre, le plus bas niveau d'hétérozygosité se trouve dans une petite population. La fréquence des hétérozygotes dans une population en état d'équilibre Hardy-Weinberg pour un locus est de $2q(1-q)$ où q est la fréquence de l'allèle nuisible, à son maximum quand $q = \frac{1}{2}$. Dans le cas d'une petite population, la plupart des fréquences se rapprochent davantage de zéro ou de un (fig. 2C), donnant comme résultat un nombre moins grand d'hétérozygotes. Les populations de poissons soumises à une gestion intensive sont ordinairement du type petit, et peut-être occasionnellement du type intermédiaire.

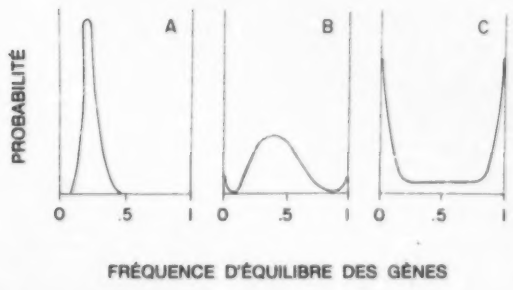


FIG. 2. Distribution des fréquences d'équilibre des gènes dans une grande population A, une population de taille intermédiaire B et une petite population C (adapté de Wright 1932).

La discussion qui précède suggère plusieurs techniques permettant de maintenir un assez haut degré d'hétérozygosité et de santé physique dans un stock. En plus de prévenir autant que possible la consanguinité, surtout en ayant au départ et en maintenant une grande taille effective de population, on pourra introduire plus de variabilité génétique par croisements réciproques et hybridation. Dans les cas des récoltes et du bétail, la meilleure performance résultant de l'hétérosie ou vigueur d'hybride obtenue par croisements réciproques et hybridation a été tout aussi importante que l'amélioration de la performance par croisements sélectifs. Des croisements entre lignées consanguines ont été utilisés pour obtenir des hybrides vigoureux en agriculture. On attribue à l'hétérozygosité à plusieurs loci la vigueur observée dans de tels hybrides. Pour certaines espèces de poissons, telles que la truite arc-en-ciel, il existe plusieurs lignées pouvant donner des hybrides et permettant d'évaluer la vigueur des hybrides. On peut également utiliser de cette façon des races sauvages génétiquement isolées. Cependant, il est généralement difficile d'obtenir des lignées consanguines de poissons, et leur production est lente par suite de l'intervalle relativement long entre les générations de la plupart des espèces d'importance commerciale. Cependant, on a fait des recherches sur un raccourci, la gynogénèse diploïde, dans laquelle des oeufs sont fécondés avec des spermatozoïdes génétiquement inertes. On soumet les zygotes à un choc physique peu après la fécondation, ce qui double le nombre de chromosomes maternels, produisant une diploïde normal (Purdom 1970). M. Fry a

étudié la possibilité d'employer une haute pression comme choc physique déclenchant le dédoublement des chromosomes. Les descendants de poissons produits de cette façon ont un haut degré de consanguinité, et les croisements entre de tels lignées devraient exhiber une vigueur d'hybride considérable.

AYLES, G. B. 1974. Relative importance of additive genetic and maternal sources of variation in early survival of young splake hybrids (*Salvelinus fontinalis* × *S. namaycush*). J. Fish. Res. Board Can. 31: 1499–1502.

BUTLER, L. 1968. The potential use of selective breeding in the face of changing environment, p. 54–72. *Dans* K. H. Loftus [ed.] A Symposium on Introduction of Exotic Species. Ont. Dep. Lands For., Res. Rep. 82: 111 p.

CROW, F., AND M. KIMURA. 1970. An introduction to population genetics theory. Harper and Row, New York, N.Y. 591 p.

FALCONER, D. S. 1967. Introduction to quantitative genetics. Ronald Press, New York, N.Y. 365 p.

GJEDREM, T., AND D. AULSTAD. 1974. Selection experiments with salmon 1. Differences in resistance to vibrio disease of salmon parr (*Salmon salar*). Aquaculture 3: 51–59.

IHSSEN, P. 1973. Inheritance of thermal resistance in hybrids of *Salvelinus fontinalis* and *S. namaycush*. J. Fish. Res. Board Can. 30: 401–408.

KIRPICHNIKOV, V. S. 1966. Effectiveness of mass and individual selection in fish breeding. Sov. Genet. 4: 11–17.

LEWONTIN, R. C. 1974. The genetic basis of evolutionary change. Columbia University Press, New York, N.Y. 346 p.

LINDROTH, A. 1972. Heritability estimates of growth in fish. Aquilo Ser. Zool. 13: 77–80.

PURDOM, C. E. 1970. Gynogenesis — a rapid method for producing inbred lines of fish. Fish. News Int. 9: 29–32.

TAIT, J. S. 1970. A method of selecting trout hybrids (*Salvelinus fontinalis* × *S. namaycush*) for ability to retain swim-bladder gas. J. Fish. Res. Board Can. 27: 39–45.

WRIGHT, S. 1932. The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution. Proc. VI Int. Congr. Genet. 1: 356–366.

Approche nouvelle à la gestion des pêches et rôle de F. E. J. Fry dans son développement[1]

K. H. LOFTUS

Ministry of Natural Resources, Sport Fisheries Branch, Toronto, Ont.

LOFTUS, K. H. 1976. Approche nouvelle à la gestion des pêches et rôle de F. E. J. Fry dans son développement. FRB Report No. 5: 25–29.

La gestion des pêches s'est développée selon un processus complexe et tortueux. En grande partie intuitive dans ses phases initiales, elle a vu son efficacité grandement renforcée par l'incorporation graduelle d'un fondement biologique. On a présentement le ferme espoir qu'une science de gestion saine est sur le point d'émerger. L'influence de F. E. J. Fry est étroitement liée à ces développements.

LOFTUS, K. H. 1976. A new approach to fisheries management and F. E. J. Fry's role in its development. FRB Report No. 5: 25–29.

Fisheries management has undergone a complex and tortuous process of development. From its initial stages as a largely intuitive activity, gradual incorporation of a biological basis has greatly strengthened its effectiveness. At present, there is considerable promise that a coherent, scientifically sound body of management science will soon emerge. The influence of F. E. J. Fry is inextricably associated with these developments.

Un peu d'histoire

Durant les années 1920 et 1930, l'Université de Toronto fut le centre d'interactions entre nombre de professeurs et d'étudiants diplômés qui, par la suite et pendant plusieurs décennies — peut-être cinq — exercèrent une profonde influence sur la science halieutique canadienne. Ceux qui vivent encore ne sont pas enclins à l'introspection: ils sont beaucoup plus intéressés à étudier les problèmes du jour qu'à analyser les raisons pour lesquelles ces années se sont avérées si stimulantes. Il ne semble pas y avoir de cause unique particulière. Il n'y avait évidemment pas de scientifique de grande renommée qui ait pro-

[1]Cet article fait partie des comptes rendus d'un colloque tenu au Harkness Laboratory of Fisheries Research, parc Algonquin, Ontario, en octobre 1974, en l'honneur de M. le professeur F.E.J. Fry, M.B.E., M.A., Ph.D., D.Sc., F.R.S.C.

grammé ces personnes pour devenir tous ses disciples : F. E. J. Fry est d'avis que B. A. Bensley a exercé un fort stimulus en établissant l'Ontario Fisheries Research Laboratory et que le génie de W. J. K. Harkness était d'encourager les jeunes à entreprendre des travaux sur des problèmes intéressants et ensuite de prendre les dispositions pour qu'ils aient toute l'aide et toute la liberté nécessaires (voir aussi Dymond 1964). En rétrospective, ce sont là également les aspects prédominants du génie de Fry dans les décennies qui suivirent.

Pour revenir à la génération des années 1920 et 1930 à Toronto, on peut en mentionner une douzaine ou plus qui ont excellé chacun dans plusieurs aspects plutôt disparates de la science halieutique, de la biologie aquatique et de la gestion. Bien qu'en contact les uns avec les autres, chaque individu chérissait son indépendance au point de n'avoir jamais tenté formellement de marier leurs intérêts et leurs déductions. Ils étaient un peu comme des pionniers éparpillés le long d'une frontière étendue. Naturellement, de nombreux scientifiques autres que les diplômés de Toronto exploraient cette même frontière — et notre but n'est pas de vanter Toronto, mais de chercher à comprendre les événements d'il y a un demi-siècle jusqu'à nos jours.

La question de savoir si ses recherches scientifiques étaient « pures » ou « appliquées » n'a jamais beaucoup préoccupé Fry. Il était beaucoup plus important pour lui d'être libéré le plus possible des contraintes administratives. Ses travaux sur les problèmes pratiques comprennent : technique d'« alternance de périodes de fermeture des lacs à la pêche afin de maintenir des taux attrayants de capture pour le pêcheur à la ligne » (Harkness et Fry 1942); sélectivité des filets maillants (voir Hamley 1975 pour revue générale); estimation des populations, en particulier l'approche de « population virtuelle » ou « analyse des cohortes », qui joue présentement un rôle prédominant dans la gestion des pêches de l'Atlantique Nord (Fry 1949; Paloheimo 1961); effet des différences de température annuelles sur le succès de la reproduction (voir Christie et Regier 1973 pour revue); effet de la charge thermique sur les populations de poissons des régions côtières des lacs (Hurley 1975); de même que d'autres initiatives mentionnées par d'autres auteurs dans les comptes rendus de ce colloque.

Une autre contribution est d'un intérêt particulier pour le présent article. Bien des données sur les poissons et les pêches de l'Ontario datent d'avant les années 1930. Par exemple, on a des données sur les prises d'espèces importantes dans les divers districts des Grands lacs depuis le début de la Confédération canadienne, 1867, et dans certaines régions, pour plusieurs années avant 1867. On a de plus fait le relevé de plusieurs lacs et cours d'eau, parfois assez en détail, durant le premier tiers du siècle (Fry et Legendre 1963). Les taxonomistes dressèrent naturellement des cartes de distribution des espèces (Scott et Crossman 1973). La série des données sur les lacs du parc Algonquin, en particulier du lac Opéongo, commença au milieu des années 1930 (Radforth 1944). C'est vers la fin des années 1940 que la série de données baie Sud-lac Huron a débuté et, durant les années 1950, la série des lacs Ontario et Érié. Entre temps, on commençait en 1948 la collecte, l'analyse et la mise en banque de records détaillés sur les prises des pêcheurs commerciaux de l'Ontario. On a commencé d'autres séries depuis qui ne sont pas autant que les autres le résultat du stimulus direct de Fry. Ces diverses séries contiennent des données de haute valeur, en partie parce que les variables qu'on avait décidé de suivre de façon continue se sont avérées riches en information. Par ailleurs, il faut avouer que la plupart des données n'ont encore été analysées que de façon très incomplète. En fait, un des buts de notre récente initiative, la formation du Système d'information sur les pêches de l'Ontario, est d'accélérer cette analyse. Nous y reviendrons plus loin.

Il n'y a pas de doute que les motifs qui ont incité Fry à poursuivre des recherches sur les pêches sont en grande partie humanistes. Ce n'est pas là cependant la seule base de sélection des problèmes qu'il a décidé d'étudier. Des motifs peut-être tout aussi forts ont été la reconnaissance et la définition des principes et mécanismes de l'autécologie des poissons, de même que le raffinement des méthodes de la science écologique. C'est peut-être à cette combinaison qu'il doit son rôle unique de chef de file et sa productivité.

Quoi donc est allé de travers?

Depuis environ 1960, les pêches de l'Ontario, en particulier les pêches commerciales, passent d'une crise à l'autre, chacune plus effrayante que la précédente. On est tenté de conclure qu'il y a très peu de relation positive entre le degré de connaissances scientifiques ou entre la masse de données et le « volume de science » réellement à la portée des gestionnaires. Quelques-unes des raisons sont en dehors du domaine de la science halieutique per se — Regier et McCracken (1975) affirment qu'aucune science écologique, quelque complète qu'elle soit, ne peut avoir de rôle définitif dans un régime de gestion du type « propriété en commun–libre accès–consentement volontaire ». On le réalise graduellement et il y a maintenant suffisamment d'hommes politiques, de fonctionnaires, de scientifiques et de pêcheurs à le reconnaître pour qu'on puisse introduire des approches pratiques qui ont déjà été vérifiées ici et là.

Ce changement fondamental dans la direction des politiques fournit une excellente occasion d'introduire la science dans des approches nouvelles à la gestion et aux protocoles de réglementation. Le temps est maintenant révolu où il suffisait aux chercheurs de se préoccuper des nouveaux développements dans des

domaines restreints, tout en poursuivant leurs recherches et en publiant les résultats. Ce n'est pas assez non plus que les gestionnaires mettent en application une science qu'ils ont acquise comme étudiants 5, 10 ou 20 ans passés. Et on ne croit plus que quelque chercheur individuel soit capable d'assembler toutes les pièces et de donner les conseils nécessaires et suffisants. Il est évident que les chercheurs et les gestionnaires doivent collaborer et réunir les points de vue et les renseignements pertinents, les consolider et les publier, les communiquer au public et les appliquer dans la pratique. Continuer à ignorer ce problème ou à se quereller sur les responsabilités contribuera à plus d'érosion de ressources dont la gestion est notre responsabilité. Et notre crédibilité comme professionnels et individus pourra s'effriter.

Gestion récente des pêches en Ontario

On a géré dans le passé et on gère encore les pêches avec divers degrés de succès. Plusieurs organismes, désenchantés des méthodes et philosophies traditionnelles, sont présentement à réévaluer leurs approches à la gestion. Toute nouvelle approche à la gestion des pêches entreprise au cours de la présente décennie portera inévitablement et heureusement la marque de certains aspects du paradigme de Fry. En Ontario, on est en train de développer une nouvelle « approche à la gestion des pêches ». Un groupe de travail fédéral-provincial est présentement engagé dans des recherches et des discussions sur les détails d'une planification stratégique pour les pêches ontariennes.

Au cours des décennies qui ont précédé les années 50 inclusivement, les chercheurs ont concentré leurs efforts en grande partie sur l'histoire naturelle des espèces de poissons les plus importantes. Ce fut également le début de l'écologie physiologique — l'action des mécanismes internes des animaux et la façon dont le milieu aquatique peut limiter le nombre et la répartition des animaux. C'est à cette époque également que les chercheurs commencèrent des travaux sur la dynamique des populations. Les résultats de cette recherche ont été tellement bien intégrés dans notre science qu'on a perdu de vue son origine. Aucune de ces composantes fondamentales de notre science n'est encore complète, bien que les travaux nécessaires qui se poursuivent dans ce domaine ne suscitent plus beaucoup de surexcitation.

Durant cette période, la gestion des pêches consistait essentiellement en deux opérations indépendantes : application des règlements et pisciculture, fondées toutes deux en grande partie sur la même conviction que la maternité est une bonne chose. Les biologistes à vocation gestionnaire commencèrent à apparaître sur la scène vers la fin des années 1940 et durant les années 1950, et se sont rapidement rendus impopulaires en doutant du fondement biologique de bien des lois et de la valeur des peuplements de poissons. Une bonne partie de l'énergie de ces nouveaux biologistes de la gestion a été gaspillée parce qu'ils ont eu à se défendre contre les attaques ad hominem, tant à l'intérieur qu'à l'extérieur du gouvernement, qui mettaient en doute leurs motifs, leur intelligence, leur santé d'esprit, etc. Ils ont néanmoins réussi à établir et à maintenir une « tête de pont », et à améliorer quelque peu les programmes à la fois de pisciculture et de réglementation. Ils adoptèrent également le relevé de lacs et de cours d'eau comme moyen utile de vérification quand on se plaignait d'une pêche pauvre à un endroit. En rétrospective, il est facile de dire que ces relevés n'étaient pas trop bien faits, pas trop bien documentés et ne fournissaient que rarement une base suffisante à la diagnose du problème d'un lac. Ils contribuèrent néanmoins à susciter dans le public une confiance à l'endroit de la gestion et à fournir d'excellentes données de référence chronologique, ce pour quoi nous sommes toujours reconnaissants.

En général, les travaux se sont concentrés sur des espèces uniques. Les eaux étaient considérées comme uniques en leur genre, c'est-à-dire, on ne pouvait utiliser à des fins pratiques un plan d'eau comme réplique d'un autre. Les approvisionnements en poisson semblaient dépasser la demande. Après les travaux intensifs de la période 1880–1900, les biologistes avaient apparemment perdu de vue la dégradation de la qualité de l'eau et ses répercussions sur les poissons. Ce fut là un terrain fertile qui permit à une « libéralisation » de fleurir en Ontario. Nous en avons dit assez sur les années 1940 et 1950.

La décennie de 1960 a été une période difficile pour les gens impliqués dans les pêches. Le DDT et diverses autres substances occupèrent une place nouvelle et importante dans la littérature sur les pêches, comme substances contaminantes non seulement dans les poissons mais également dans tout l'écosystème aquatique et, ce qui est peut-être plus important, comme exemples de ce que pourraient être les répercussions d'autres produits chimiques exotiques. C'est également au cours des années 60 que la dégradation de la qualité de l'eau atteignit rapidement un niveau extrême sur de grandes étendues dans le voisinage des villes et des industries importantes, et qu'on réalisa pleinement ses répercussions sur les espèces traditionnellement importantes. Les publications limnologiques portant sur la qualité et la productivité de l'eau se multiplièrent. Les physiologistes concentrèrent leurs travaux sur les niveaux létaux et sublétaux des polluants et sur les effets des composantes de charge nutritive sur les poissons. Des parties de masses d'eau telles que le lac Érié étaient devenue anaérobies; cependant, la capacité de production générale ne semblait pas affectée. Il se produisait des changements dans la dominance des espèces, non seulement dans le lac Érié surenrichi, mais dans le lac Ontario « non pollué » et dans les lacs Huron et Michigan. On com-

mença à reconnaître les effets secondaires et à long terme de l'invasion de communautés de poissons par des espèces telles que la lamproie marine, l'éperlan arc-en-ciel et le gaspareau. On parla de nouveau de surexploitation et, après réexamen des statistiques vitales des prises, l'importance du processus de pêche en essor (« fishing-up ») apparut plus clairement. Les articles publiés étaient excitants et les chercheurs étaient engagés dans des débats animés, mais le tout constituait une littérature déroutante et désappointante pour les gestionnaires, qui ne pouvaient y discerner d'alternative claire à leurs opérations passées, si ce n'est de faire mieux.

Les stocks de poissons de première valeur diminuèrent. Les demandes de chances de pêcher augmentèrent. Il fallait clairement une nouvelle initiative pour la gestion mais, tout aussi clairement, il n'y en avait pas de disponible.

Une nouvelle initiative

La confusion des années 60, bien que stimulante, fut en fin de compte aussi troublante pour les chercheurs que pour les gestionnaires. On commença à ressentir vers la fin des années 60 et le début des années 70 un besoin urgent de consolider et de synthétiser les connaissances acquises afin de découvrir, si possible, de nouvelles approches tant pour la recherche que pour la gestion. Le colloque sur les communautés de salmonidés dans les lacs oligotrophes (SCOL), conçu à la fin des années 60 et tenu en 1971 (Loftus et Regier 1972) fut une importante occasion d'acquérir des connaissances. Un octroi accordé en 1968 par l'Office des recherches sur les pêcheries à un groupe de biologistes de l'Université de Toronto pour l'étude des communautés aquatiques et de l'écologie des écosystèmes a été un précurseur important du colloque SCOL. Dans ce sens, on peut souligner la contribution spéciale de F. E. J. Fry. Il a été le premier parmi le groupe de Toronto à seconder une proposition de demander l'aide de l'ORP à cette fin.

Plusieurs considérations générales émergèrent du colloque SCOL, entre autres :

1) Trois catégories de contraintes causées par l'homme sur les populations de poissons ont des effets particulièrement marqués : l'exploitation; l'enrichissement déclenché et accéléré artificiellement; et l'introduction d'espèces, intentionnellement ou non. Les modifications de la ligne de rivage, les poisons, l'envasement et les substances contaminantes sont ordinairement d'une importance secondaire pour ce qui est de leurs répercussions sur le système écologique.

2) Chacune des contraintes majeures semble pousser les populations de salmonidés dans la même direction, i.e. l'affaissement, si l'on permet à ces contraintes d'augmenter, ce qui a ordinairement été le cas. Deux ou plus de ces contraintes semblent être au moins additives et plus probablement synergétiques.

3) La réponse des communautés de poissons à une contrainte sévère peut ne pas être entièrement exprimée avant plusieurs décennies — en fait, cette réponse peut être une instabilité permanente des populations, dont les détails semblent imprévisibles. Regier (1973) a identifié provisoirement un « syndrome d'adaptation général » à un stress majeur, impliquant un déplacement en direction d'espèces et de formes pélagiques plus petites, dont le pouvoir d'autorégulation est faible et qui, par conséquent, varie de façon erratique. Ce syndrome se situe au niveau d'organisation de la communauté.

4) Les symptômes de la réponse des poissons à des contraintes se présentent probablement en succession et sont typiques : i.e. rythme de croissance accéléré, fécondité accrue, modification de la structure en âge de la population, fluctuations plus grandes de l'abondance des classes d'âge, fréquence plus grande de l'insuccès du recrutement, etc. Ceci peut être désigné comme un syndrome d'adaptation général au niveau de la population.

5) La réponse au stress n'apparaît pas nécessairement chez le prédateur du sommet de la communauté. Si tel est le cas, il nous faut suivre de façon continue non pas seulement une espèce, mais toute la communauté, afin de déceler les premières réponses au stress.

6) Les communautés de salmonidés et/ou les lacs oligotrophes semblent se prêter à un traitement comme un « ensemble ». Il semble donc inutile de continuer à argumenter sur l'ancien préjugé que chaque lac et chaque communauté de poissons sont une unité fondamentalement différente. S'il est possible de reconnaître un « ensemble » comme étant utile dans le sens de la gestion et de la recherche, sûrement les autres ensembles peuvent être reconnus de la même façon.

7) Les « dossiers » les plus utiles dans la synthèse du SCOL sont ceux qui étaient appuyés par les plus longues séries de données. En l'absence d'une définition de niveau critique de stress, les données de « tendances dans le temps » ont été essentielles à la compréhension de la succession des événements.

On pourrait allonger la liste des déductions provisoires, mais celles que nous venons de donner sont probablement adéquates pour ce qui nous intéresse ici. Il faudrait, et c'est chose possible, vérifier soigneusement ces déductions de même que d'autres à l'aide de données provenant d'autres masses d'eau.

On n'a pas encore tout à fait terminé la préparation du plan stratégique fédéral-provincial des pêches de l'Ontario. Il est clair cependant qu'un Système d'information sur les pêches de l'Ontario (OFIS), avec une banque de données rapidement et entièrement accessibles, sera essentiel à la réalisation des recommandations stratégiques, de même qu'à la vérification et au transfert dans la pratique des idées émises plus haut.

OFIS

La principale priorité de l'OFIS portera sur les données indiquant les tendances dans le temps. Les données plus traditionnelles cueillies lors de relevés à un moment particulier y seront naturellement incorporées. Une composante essentielle est une bibliothèque de cartes, aussi détaillée qu'il est pratique de le faire. Les principales variables à être suivies touchent les récoltes halieutiques, l'habitat des poissons, les communautés de poissons et les usagers de la ressource. On est à définir une série de variables plus spécifiques pour chaque classe.

On ne peut évidemment pas espérer en Ontario obtenir les fonds et/ou le personnel suffisants pour cueillir fréquemment des données sur tous nos plans d'eau, qui se chiffrent par centaines de mille. Nos efforts seront concentrés sur les eaux les plus importantes et les plus représentatives. Les eaux représentatives sont désignées sur la base de leur état trophique et/ou de leurs communautés de poissons, et selon le niveau de stress brut qu'on leur reconnaît. Les principales nappes d'eau comprennent les Grands lacs, les lacs Simcoe, Nipigon, Nipissing et le lac des Bois. Nous choisirons peut-être deux ou trois groupes de lacs types, chaque groupe comprenant peut-être six lacs dans chacune des huit régions administratives. L'approche traditionnelle du relevé qui fournit des données à « un point dans le temps », une composante importante de notre présent effort de gestion, se prêtera beaucoup mieux à une interprétation quand on pourra les comparer à des séries de données indiquant des « tendances dans le temps » cueillies dans des nappes d'eau semblables dans la même région. Ce qui précède est l'approche de l'Ontario à un système d'information sur les pêches. Il a été approuvé en principe par le Cabinet comme nouvelle initiative et a acquis en 1974–75 une partie des fonds et du personnel nécessaires à son fonctionnement. On est présentement à identifier les séries de types de lacs, et à identifier et quantifier en général les paramètres de notre base de données de « tendances dans le temps ». Une fois en pleine opération, l'OFIS pour la province devrait contribuer beaucoup à la recherche, à la gestion expérimentale et à une réglementation plus efficace.

Postface

Il n'y a pas très longtemps, après réflexion sur cette affaire, j'ai cherché l'occasion de soumettre le tout à F. E. J. Fry pour connaître sa réaction et ses commentaires. Quand l'occasion se présenta et que j'étais sur le point d'introduire le sujet, Fry me lança la remarque : « ce qu'il nous faudrait en Ontario, ce sont quelques relevés biologiques réellement bons. » Quelques questions, et je me rendis compte qu'il songeait à une série de données de « tendances dans le temps ».

Comment devancer ce gars!

Remerciements

On ne peut donner la liste de tous les collègues qui ont contribué à la naissance de cette nouvelle approche : ils sont trop nombreux. La révision du manuscrit par M. H. A. Regier a été particulièrement utile.

Christie, W. J., and H. A. Regier. 1973. Temperature as a major factor influencing reproductive success of fish —two examples. Rapp. P.-V. Reun., Cons. Int. Explor. Mer 164: 208–218.

Dymond, J. R. [ed.] 1964. Fish and wildlife. A Memorial to W. J. K. Harkness. Longmans Canada Limited, Toronto, Ont. 214 p.

Fry, F. E. J. 1949. Statistics of a lake trout fishery. Biometrics 5: 27–67.

Fry, F. E. J., and V. Legendre. 1963. Ontario and Quebec, p. 487–519. *Dans* D. G. Frey [ed.] Limnology in North America. Wisconsin University Press, Madison, Wis.

Hamley, J. M. 1975. Study of gillnet selectivity: a review. J. Fish. Res. Board Can. 32: 1943–1969.

Harkness, W. J. K., and F. E. J. Fry. 1942. Game fish management in Algonquin Park lakes. Trans. North Am. Wildl. Conf. 7: 398–404.

Hurley, G. V. 1975. The reproductive success and early growth of smallmouth bass, *Micropterus dolomieui* Lacépède, at Baie du Dore, Lake Huron, Ontario. M.Sc. Thesis. Univ. Toronto, Ont. v + 149 p.

Loftus, K. H., and H. A. Regier. [ed.] 1972. Proc. Symp. on Salmonid Communities in Oligotrophic Lakes (SCOL). J. Fish. Res. Board Can. 29: 613–986.

Paloheimo, J. 1961. Studies on estimation of mortalities. I. Comparison of a method described by Beverton and Holt and a new linear formula. J. Fish. Res. Board Can. 18: 645–662.

Radforth, I. 1944. Some considerations on the distribution of fishes in Ontario. Contrib. R. Ont. Mus. Zool. 25: 116 p.

Regier, H. A.1973. The sequence of exploitation of stocks in multi-species fisheries in the Laurentian Great Lakes. J. Fish. Res. Board Can. 30: 1992–1999.

Regier, H. A., and F. D. McCracken. 1975. Science for Canada's shelf-seas fisheries. J. Fish. Res. Board Can. 33: 1887–1932.

Scott, W. B., and E. J. Crossman. 1973. Freshwater fishes of Canada. Bull. Fish. Res. Board Can. 184: xi + 965 p.

Établissement du contrôle de la lamproie marine (*Petromyzon marinus*)[1]

W. M. SPRULES

Ottawa, Ont. K1H 7N9

SPRULES, W. M. 1976. Établissement du contrôle de la lamproie marine (*Petromyzon marinus*). FRB Report No. 5: 30–33.

Par comparaison avec plusieurs autres programmes de biologie aquatique, le contrôle de la lamproie marine (*Petromyzon marinus*) est devenu une opération majeure. Sous bien des aspects, l'historique du programme esquissé ici fournit un prototype de renseignements que les biologistes des eaux auraient intérêt à étudier. F. E. J. Fry joua un rôle important dans le développement du programme.

SPRULES, W. M. 1976. Initiation of sea lamprey (*Petromyzon marinus*) control. FRB Report No 5: 30–33.

Sea lamprey (*Petromyzon marinus*) control became a major undertaking, relative to many other programs in aquatic biology. In several respects, the history of the program, outlined here, provides an informative prototype that might be usefully considered by aquatic biologists. F. E. J. Fry played an influential role in the development of the program.

Établissement du contrôle de la lamproie marine

L'invasion de la lamproie marine (*Petromyzon marinus*) parasitaire dans toute la partie supérieure des Grands lacs vers la fin des années 1930 et durant les années 1940 posa des problèmes de gestion des pêches d'un ordre de grandeur jusqu'alors inconnu dans cet immense réseau d'eau douce. À mesure que des populations de lamproies s'établirent dans les lacs Michigan, Huron et Supérieur respectivement, leur effet sur les espèces de poissons de sport et de commerce devint évident: les cicatrices de lamproies, anciennes et nouvelles, furent observées en plus grand nombre sur les grands poissons dans les prises, et il y eut diminution dramatique de la production annuelle d'espèces de valeur tel le touladi. Les pêcheurs, les protecteurs de l'environnement et les scientifiques des pêches exprimèrent avec force leur inquiétude pour l'avenir des importantes pêches historiques de cette région si l'on n'introduisait pas immédiatement des mesures de contrôle.

Ces événements survinrent en temps inopportun, coïncidant avec les années de guerre de 1939 à 1945, alors qu'il était impossible d'obtenir les fonds et le personnel supplémentaires pour entreprendre des programmes qui, dans les circonstances, auraient dû être classifiés comme non essentiels. Devant un intérêt accru de la part du public, tous les niveaux de gouvernement réalisèrent l'ampleur du problème. Ils reconnurent également la nécessité d'une coopération internationale, étant donné qu'une frontière de plusieurs centaines de milles entre le Canada et les États-Unis traverse tout le réseau des Grands lacs. De plus, d'une façon ou d'une autre, deux gouvernements fédéraux, le gouvernement de l'Ontario et les gouvernements de plusieurs États en bordure des Grands lacs se partagent la responsabilité législative et administrative des pêches.

Après la fin des hostilités en 1945, les gouvernements furent en mesure d'établir de nouvelles priorités. Des représentants des gouvernements du Canada et des États-Unis préparèrent et signèrent un Traité sur les pêcheries des Grands lacs en 1946. Le Canada se dit prêt à ratifier ce traité, mais il n'y eut pas échange officiel de ratifications, parce que les gouvernements de certains États s'objectèrent aux articles du traité qui donnaient à une commission internationale le pouvoir de réglementer la pêche dans les Grands lacs.

Bien que ce traité ne fusse pas ratifié, les données sur la condition des pêches des Grands lacs qui furent présentées lors des négociations démontrèrent le sérieux de la situation. Un accord sur la nécessité d'une action immédiate conduisit à l'établissement d'un Comité sur la lamproie marine des Grands lacs plus tard en 1946. Par la suite, ce comité a été fusionné avec un comité semblable, le Comité du touladi, et fonctionna comme le Comité des pêcheries des Grands lacs de 1953 à 1957. Ces comités étaient formés de représentants du U.S. Fish and Wildlife Service, d'organismes de plusieurs États en bordure des Grands lacs et de l'Ontario Department of Lands and Forests. C'est ainsi qu'en dépit du fait que les négociations internationales n'avaient pas tout à fait atteint le but envisagé, un forum fut établi permettant d'échanger des connaissances et des idées, et d'en-

[1]Cet article fait partie des comptes rendus d'un colloque tenu au Harkness Laboratory of Fisheries Research, parc Algonquin, Ontario, en octobre 1974, en l'honneur de M. le professeur F. E. J. Fry, M.B.E., M.A., Ph.D., D.Sc., F.R.S.C.

treprendre, après accord mutuel, des programmes conjoints de recherche et de contrôle sur la lamproie, de même qu'une gestion des pêches. Durant la période de 1946 à 1953, les organismes internationaux cueillirent et échangèrent des renseignements sur le cycle biologique, la distribution et l'abondance de la lamproie marine, et sur la condition des stocks de poissons alimentant les principales pêcheries des Grands lacs.

Les données obtenues au début sur la lamproie dans les Grands lacs supérieurs révélèrent la concentration et la vulnérabilité des lamproies adultes au moment où elles pénètrent dans les cours d'eau tributaires au cours de la montaison de fraie. Il était évident qu'on pourrait réaliser une grande partie du contrôle en empêchant les géniteurs d'atteindre les frayères en amont. En dépit du scepticisme de plusieurs, un programme quelconque de contrôle recevait un appui croissant, et en 1948 et 1949 le U.S. Fish and Wildlife Service commença des expériences sur le terrain avec des barrières mécaniques et électriques dans les principaux cours d'eau de fraie de la lamproie, dans le but d'empêcher la remontée. Ces essais démontrèrent très clairement l'envergure du programme de contrôle requis, l'effet dévastateur de la prédation par la lamproie marine sur certains stocks de poissons et l'amplitude de l'invasion qui se poursuivait dans les Grands lacs supérieurs. De plus, il a semblé que des modifications mineures dans la conception et l'opération des barrières fourniraient un mécanisme de contrôle raisonnablement efficace et pratique.

Au début de 1952, les représentants du gouvernement à Washington, D.C., firent savoir à leur contrepartie à Ottawa que les principaux problèmes qui avaient empêché le gouvernement des États-Unis de ratifier le traité de 1946 avaient été résolus et qu'ils étaient prêts à reprendre les négociations au plus tôt. Des représentants des deux gouvernements se réunirent à la fin de 1952 et de nouveau au début de 1953 dans le but de rédiger un Traité sur les pêcheries des Grands lacs qui serait mutuellement acceptable. En dépit du fait qu'il y ait eu accord sur tous les articles non opératoires et sur plusieurs articles opératoires, le Canada mit fin aux négociations quand il se rendit compte que les États-Unis ne pouvaient consentir à inclure la recherche halieutique dans tous les Grands lacs dans les cadres du traité. Au cours des quelques mois qui suivirent, les négociateurs des deux gouvernements reçurent de nouvelles instructions et la Convention entre le Canada et les États-Unis relativement aux pêcheries des Grands lacs, telle que nous la connaissons aujourd'hui, fut négociée et signée à l'automne 1954. Cette convention fut ratifié par les gouvernements du Canada et des États-Unis le 11 octobre 1955. La Commission internationale des pêcheries des Grands lacs, établie selon les termes de la convention, s'organisa lors d'une réunion au début de 1956.

La commission établit ses quartiers-généraux à l'Université du Michigan à Ann Arbor et nomma un Directeur administratif interimaire. À partir de ce moment, la commission eut la responsabilité de développer un programme visant à éliminer ou à réduire les populations de lamproies marines dans les Grands lacs et de formuler un programme de recherches en vue d'évaluer le besoin de mesures qui assureraient la productivité maximum soutenue des stocks de poissons d'intérêt commun. La Série de rapports techniques et autres publications de la commission attestent du succès du programme de contrôle de la lamproie qui débuta dans le lac Supérieur et s'étendit aux autres Grands lacs à mesure que les méthodes devenaient plus raffinées et les fonds disponibles.

Durant la période de 1953 à 1956, alors que la commission prenait la responsabilité du contrôle de la lamproie, on mit sur pied des programmes nationaux au Canada et aux États-Unis que le Comité des pêcheries des Grands lacs mentionné plus haut fut chargé de coordonner. Lors des négociations infructueuses de 1953, les rapports techniques soumis à la conférence démontrèrent clairement que les États-Unis étaient bien en avance sur le Canada dans le développement et l'essai de dispositifs de contrôle possible de la lamproie et dans la connaissance de la taille et de l'endroit des montaisons de fraie dans les cours d'eau américains tributaires des Grands lacs supérieurs. Cela était probablement dû à l'affaissement désastreux de la pêcherie de touladi dans le lac Michigan, entièrement dans le territoire des É.-U. On décida de construire en 1953 des barrières électriques dans le but de contrôler les montaisons de fraie de lamproie dans les cours d'eau américains se déversant à l'extrémité orientale du lac Supérieur. En vue de collaborer à ce programme et aussi de maintenir une bonne position pour négocier dans la ronde suivante, le Canada mit sur pied un programme semblable, à commencer à l'extrémité orientale du lac Supérieur pour s'étendre vers l'ouest au besoin.

Un Comité fédéral–provincial de recherches sur les pêcheries des Grands lacs fut établi en juin 1953, formé d'un nombre égal de représentants du ministère fédéral des Pêcheries et du Department of Lands and Forests de l'Ontario. Une des tâches du comité fut le développement du programme de contrôle de la lamproie dans les eaux canadiennes. Le gouvernement fédéral versa des montants qui s'ajoutèrent au budget provincial consacré aux études sur les pêches des Grands lacs. On donna haute priorité à des relevés de rivières et à la construction de barrières dans les cours d'eau tributaires du lac Supérieur entre Sault-Saint-Marie et le havre de la rivière Montréal. M. Fry, notre invité d'honneur à ce colloque, faisait partie de ce comité. Ses connaissances, son enthousiasme et sa candeur contribuèrent de façon significative à plusieurs des importantes décisions du début. Le comité ne put obtenir immédiatement les services d'un direc-

teur à plein temps, bien qu'on ait offert le poste à plusieurs scientifiques possédant les qualifications requises. On recruta donc des codirecteurs parmi les membres du comité lui-même (M. Fry et M. Sprules), comme mesure intérimaire. Heureusement, M. J. M. Speirs accepta le poste de secrétaire et de surveillant sur le terrain pour le compte des codirecteurs. Un personnel limité de biologistes, d'ingénieurs et de techniciens a été recruté soit par engagement soit par détachement de fonctionnaires.

Durant les premières phases du programme sur le terrain, on a fait des relevés des cours d'eau se déversant dans le lac Supérieur entre Sault-Sainte-Marie et le havre de la rivière Montréal dans le but de déterminer la présence de la lamproie marine et de choisir les meilleurs sites pour la construction de barrières à la migration en amont de lamproies reproductrices. Aussitôt que les sites furent déblayés et les routes d'accès construites, on installa des barrières électriques semblables à celles que les organismes américains avaient développées et mises en opération. Le programme de contrôle de la lamproie dans les eaux canadiennes était lancé.

Grâce aux conseils et à l'aide sur le terrain de nos collègues des É.-U., bien des problèmes de construction et d'opération furent évités. Cependant, l'opération de chaque nouvelle barrière semblait introduire de nouveaux problèmes. La théorie du contrôle de la lamproie à l'aide de barrières électriques semblait assez simple. Il suffisait de mettre en place une série de barrières pleinement efficaces qui empêcheraient tous les adultes en migration de fraie d'atteindre des frayères convenables pour la survie des oeufs et des larves. Cependant, ce type de contrôle s'avéra très difficile d'exécution. Le problème majeur fut de maintenir un champ électrique continu et efficace dans tous les cours d'eau de fraie pendant toute la durée de la migration de fraie. Comme il fallait s'y attendre, les opérations furent parfois interrompues par suite d'une panne de générateur ou de ligne de transmission, les crues pritannières ou soudaines causant une élévation du niveau de l'eau, de forts courants et des dommages physiques par débris flottants, et enfin par suite de l'interférence par l'homme. En outre, il fallait solutionner certains problèmes connexes tels que le passage sans encombre des montaisons de fraie d'espèces de poissons désirables et libre accès à la remontée des bateaux dans des cours d'eau désignés comme eaux navigables. Avec le temps et l'expérience acquise, cependant, la construction des barrières et leur opération ont été modifiées pour augmenter de façon significative l'efficacité du programme.

Le Canada et les É.-U. étendirent chaque année leur programme national. En 1956, tous les tributaires du lac Supérieur, 1 293 aux É.-U. et 622 au Canada, avaient été étudiés au moment où la Commission des pêcheries des Grands lacs assuma la responsabilité du contrôle de la lamproie. Il y avait à ce moment-là 48 barrières en opération aux É.-U. et 33 au Canada. De plus, on avait fait des relevés au moins préliminaires de tous les tributaires du lac Michigan et du lac Huron. Dix-neuf barrières avaient été construites et étaient en opération dans le lac Michigan et deux dans le lac Huron, une au Canada et l'autre aux É.-U.

Avec la rapide accumulation de données sur le cycle biologique et le comportement de la lamproie marine recueillies aux barrières électriques, on s'est vite rendu compte que le niveau de contrôle considéré comme essentiel à la restauration des pêches traditionnelles des lacs serait très dispendieux et peut-être impossible. Bien que des milliers de lamproies fussent tuées aux barrières chaque année, plusieurs échappèrent et atteignirent les frayères d'amont par suite d'interruptions dans l'opération des barrières. De nouvelles montaisons apparurent dans des cours d'eau où il n'y avait pas de barrières et des larves de lamproie marine furent découvertes dans les régions littorales peu profondes du lac Supérieur à l'embouchure des principaux cours d'eau de fraie. Cependant, le plus grand défaut de la méthode de contrôle par barrières électriques fut de ne pouvoir éliminer les larves et les adultes métamorphosés dans leur migration d'avalaison. On avait constaté que le stade larvaire durait de 3 à 10 ans dans les cours d'eau, ce qui veut dire que les stocks adultes dans les lacs se renouvelleraient annuellement pendant plusieurs années après que l'opération des barrières aurait affecté le succès des montaisons. Il fallait donc de toute nécessité trouver une méthode de contrôle conçue dans le but d'éliminer l'accumulation des larves dans les cours d'eau de fraie.

La deuxième phase du programme de contrôle de la lamproie fut entreprise par la Commission internationale des pêcheries des Grands lacs en 1958 au moment où des cours d'eau de fraie choisis furent traités avec un lampricide chimique. Plus de 6 000 substances chimiques avaient été essayées en laboratoire par les scientifiques américains avant de décider de faire des essais sur le terrain avec le produit chimique T.F.M. (3-trifluorométhyl-4-nitrophénol). Les essais sur le terrain réussirent et l'on introduisit un programme de traitement des cours d'eau, suivi d'un second traitement si nécessaire. Chaque traitement chimique eut pour effet de réduire ou d'éliminer l'accumulation des larves dans les cours d'eau. Les barrières électriques devinrent désuètes comme instruments de contrôle. Quelques barrières furent maintenues en opération afin d'évaluer les changements dans l'abondance des montaisons de fraie dans des cours d'eau spécifiques. La méthode de contrôle chimique est encore en usage et le programme a été élargi pour inclure tous les Grands lacs.

Le colloque sur le paradigme de Fry a réuni plusieurs scientifiques qui ont joué un rôle actif dans la recherche et la gestion des pêches des Grands lacs et qui sont donc bien au courant du programme de contrôle de la lamproie. Ceux d'entre vous qui n'ont pas

été directement associés aux pêches des Grands lacs et qui désirent en connaître davantage sur le programme de contrôle de la lamproie marine pourront consulter avec profit les publications du U.S. Fish and Wildlife Service, de l'Office des recherches sur les pêcheries du Canada et de la Commission internationale des pêcheries des Grands lacs ou adresser leur demande de renseignements aux experts qui ont participé au colloque.

L'invasion de la lamproie marine dans les Grands lacs supérieurs sera considérée comme un désastre, au moins pour quelques années à venir. Cependant, on en a retiré certains bénéfices, y compris une coopération internationale en matières de pêches entre le Canada et les É.-U.; une coopération fédérale–provinciale en recherche et développement halieutiques en Ontario; et un intérêt accru de M. Fry dans tous les problèmes de pêches des Grands lacs. Il est à espérer que notre distingué invité d'honneur continuera d'agir comme Commissaire canadien auprès de la Commission internationale des pêcheries des Grands lacs pendant encore plusieurs années et qu'une retraite bien méritée de l'Université de Toronto ne sera pas un facteur limitant dans la poursuite du développement des pêches des Grands lacs.

L'analyse écologique et le paradigme de Fry[1, 2]

S. R. KERR

Ontario Ministry of Natural Resources, Fish and Wildlife Research Branch, Maple, Ont. L0J 1E0

KERR, S. R. 1976. L'analyse écologique et le paradigme de Fry. FRB Report No. 5: 33–36.

Une connaissance de la distinction essentielle entre les méthodes internes et externes d'analyse est une composante fondamentale du paradigme de Fry. Ce dernier met l'accent, dans ses travaux, sur l'investigation du comportement qui émerge des systèmes, observé à plusieurs niveaux hiérarchiques de l'organisation écologique. L'observation des variables externes pertinentes précède toujours l'analyse interne. On se rend compte de la valeur de cette approche quand on l'évalue en termes des récents développements dans la théorie des systèmes.

KERR, S. R. 1976. Ecological analysis and the Fry paradigm. FRB Report No. 5: 33–36.

Appreciation of the essential distinction between internal and external methods of analysis is a fundamental component of the Fry paradigm. Investigation of the emergent behaviors of systems, observed at several hierarchical levels of ecological organization, is emphasized in his work. Internal analysis is always preceded by observation of the relevant external variables. The value of this approach is clear when assessed in terms of recent developments in systems theory.

Le développement d'un domaine scientifique établi est influencé par les concepts que partagent les chercheurs qui s'y consacrent. L'apparition d'une nouvelle vue conceptuelle ou pradigme peut donner à un champ une direction fort différente des schémas établis (Kuhn 1970). Au cours des récentes décennies, plusieurs paradigmes ont affecté le développement de l'écologie. Un des buts principaux de ce colloque est d'identifier et d'évaluer un concept fondamental de cette nature — le paradigme de Fry.

Pour y arriver, il est bon de commencer avec un paradigme en apparence différent. Le paradigme fonctionnel est maintenant d'usage commun dans l'analyse écologique. Je voudrais démontrer ici que le paradigme de Fry peut être compris dans ce contexte.

Il est tout d'abord nécessaire d'examiner deux propriétés systématiques généralement attribuables à des assemblages biologiques. Le comportement émergent comprend une propriété de cette nature, elle-même plus facilement abordée par l'intermédiaire de la propriété de l'organisation hiérarchique.

On reconnaît généralement que les systèmes biologiques exhibent une organisation hiérarchique. Le spectre familier d'organisation depuis les organismes individuels jusqu'aux communautés, en passant par les populations, est un exemple d'hiérarchie com-

[1]Cet article fait partie des comptes rendus d'un colloque tenu au Harkness Laboratory of Fisheries Research, parc Algonquin, Ontario, en octobre 1974, en l'honneur de M. le professeur F. E. J. Fry, M.B.E., M.A., Ph.D., D.Sc., F.R.S.C.

[2]Contribution n° 75-14 de la Fish and Wildlife Research Branch, Ontario Ministry of Natural Resources, Maple, Ont.

munément utilisé dans les manuels. La notion d'hiérarchie nous semble tout à fait naturelle parce que les structures sociales humaines sont infailliblement organisées de cette façon.

L'idée de propriétés émergentes découle naturellement de la notion d'hiérarchie. Des propriétés fonctionnelles et structurelles supplémentaires apparaissent clairement à mesure qu'on traverse une hiérarchie organisationnelle passant par des paliers de plus en plus complexes. Certaines propriétés émergent de façons évidentes : c'est ainsi par exemple qu'on ne peut parler de taux de mortalité pour un individu, mais qu'on peut le dire d'une population. D'autres propriétés émergentes, l'épistasie génétique par exemple, telle qu'analysée plus tôt dans ce colloque par M. Ihssen, peuvent être beaucoup plus difficiles à comprendre. Être vivant est peut-être l'une des propriétés les plus difficiles. On peut ordinairement distinguer un cadavre d'un organisme vivant sans trop de difficulté. Néanmoins, les distinctions précises posent de sérieux problèmes dans certains contextes, comme dans le cas des problèmes éthiques complexes liés à la transplantation d'organes humains. La difficulté, dans ce dernier cas, ne provient pas tant de notre compréhension limitée des processus organiques nécessaires au maintien de la vie que de notre manque de critères clairs pour s'accorder sur le moment où commence la vie.

Il existe bien des sortes de propriétés émergentes se trouvant réellement ou par supposition dans les systèmes écologiques; ce sont des propriétés telles que la diversité, la stabilité, le niveau trophique et autres semblables. Notons entre parenthèses que ces termes ne se trouvent pas très souvent dans le paradigme de Fry. Notons également que ces termes présentent certaines difficultés à l'esprit. D'après moi, une majeure partie des difficultés que nous associons à ces termes proviennent surtout des problèmes que nous rencontrons à les observer et à les définir comme propriétés émergentes claires, au sens de transformation en circuit fermé et à valeur unique, ou de leurs équivalents stochastiques.

Analyse des systèmes écologiques

Afin de justifier ce pourquoi nous avons des problèmes avec les propriétés écologiques émergentes, il est bon de considérer la façon dont nous étudions des systèmes de quelque genre que ce soit. Nous commençons naturellement par observer des variables : il n'y a pas d'alternatives scientifiques. En termes opérationnels, il y a exactement deux méthodes générales d'analyse pouvant être appliquées au choix de variables appropriées pour observation. Comme le souligne Rosen (1969), une méthode comporte une description « interne » des variables du système, sous forme de représentation mécanistique de composantes choisies du système, de même que de leurs interactions pertinentes. Les écologistes (Beverton et Holt, Volterra et autres exemples familiers) utilisent fréquemment cette méthode.

La seconde méthode d'analyse comporte une description « externe », établie en termes des variables de production décrivant des comportements choisis du système intact. Dans bien des cas, mais non nécessairement, les variables de production sont observées en relation avec diverses entrées imposées au système, entrées telles que les facteurs de l'environnement. Il y a plusieurs exemples écologiques de ce genre d'analyse : au niveau organismique d'organisation, les diverses études des facteurs du milieu par Fry; au niveau de la population, Fry et Watt (1957); et au niveau de la communauté, Ryder (1965) en sont des exemples.

J'ai souligné qu'il n'y avait que deux méthodes différentes de poursuivre des analyses fonctionnelles: la méthode « interne » et la méthode « externe ». Compte tenu de la structure hiérarchique des systèmes écologiques, ces deux méthodes ne diffèrent naturellement qu'en termes opérationnels seulement. La distinction est néanmoins cruciale. Essentiellement, les variables que nous observons peuvent être choisies soit comme variables émergentes du système soit comme une suite de variables internes.

Cette distinction prend de l'importance quand on réalise que des objets réels de quelque genre que ce soit possèdent un nombre illimité de variables qui peuvent se prêter à l'observation : le problème en est donc un de sélection. Devant un nombre illimité de variables et un nombre correspondant d'interactions possibles parmi ces variables, le problème de la description adéquate d'un système est clairement insoluble à moins que la représentation ou le modèle du système ne puisse être formulé de façon à englober quelque sous-ensemble approprié de comportement systémique possible. Je prétends qu'une sélection appropriée de variables ne peut se faire à moins de trouver d'abord une description satisfaisante du système en termes de ses propriétés systémiques émergentes. C'est-à-dire, une analyse interne fructueuse d'un système doit nécessairement être précédée de l'observation et de la théorie au palier externe d'analyse.

Je peux appuyer cet avancé par quelques exemples. Le débat en cours sur la populaire hypothèse de stabilité-diversité illustre bien la façon d'essayer de raisonner, vainement à mon sens, à partir de descriptions internes vers des comportements émergents. Une analyse efficace, d'après mon raisonnement, doit procéder en direction opposée. Comme le fait remarquer Goodman (1974), la stabilité n'est pas tant quelque chose que nous observons clairement dans les communautés écologiques, mais plutôt quelque chose qui, à notre avis, devrait s'y trouver, peut-être parce que, pour des raisons culturelles, nous trouvons l'idée attrayante. Chose surprenante, il existe très peu d'observations claires de stabilité écologique, en dépit du

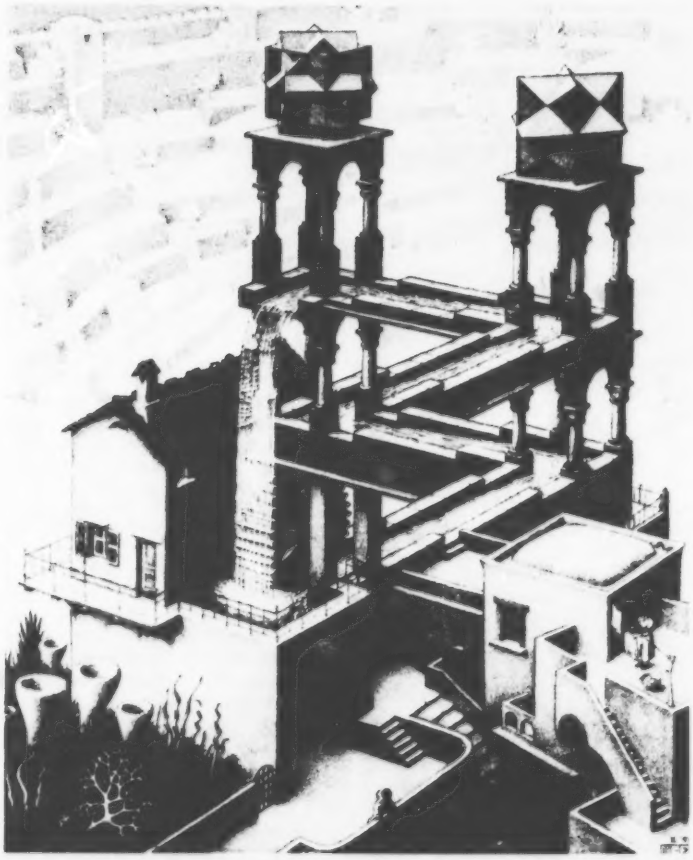


FIG. 1. « Chute », de M. C. Escher. Reproduit avec la permission de l'Escher Foundation–Haags Gemeentemuseum, La Haye. Pour analyse, voir texte.

fait qu'au moins deux conférences importantes ont porté sur le sujet récemment.

Bref, je suis d'avis que la théorie courante de stabilité est fondée en grande partie sur l'analyse interne; sans avoir recours à l'observation des variables externes appropriées. Ce point de vue est confirmé par la théorie de stabilité elle-même, fondée en grande partie sur les interactions généralisées entre espèces, incorporées dans l'équation de Lotka-Volterra (e.g. May 1973). Si l'on considère que les interactions entre espèces comprennent un petit sous-ensemble des processus internes que nous savons être « stabilisants » dans un sens ou dans l'autre, et qu'il y a un nombre illimité d'autres variables internes qui pourraient être incorporées dans un modèle donné (hétérogénéités spatiales et temporelles; d'autres composantes du système telles que les « décomposeurs » sont des variables pertinentes dans ce contexte), il est à peine surprenant que les analyses parfois élégantes appelées théorie de stabilité aient abouti à une conclusion stérile. Nous avons appris beaucoup au sujet des propriétés d'un certain type d'équation, mais relativement peu, à mon avis des écosystèmes.

J'ai critiqué assez vivement la théorie courante de stabilité; il ne faudrait pas croire que c'est là mon point majeur; plusieurs autres exemples auraient pu tout aussi bien illustrer ma thèse. Nous avons choisi la théorie de stabilité simplement parce qu'elle est populaire et par conséquent bien connue. Le point saillant est celui-ci : en prenant une collection de propriétés internes et en examinant la somme totale de leur comportement sans égard pour les comportements émergents du système incluant lui-même, il est fort probable qu'on aboutira à des conclusions erronnées.

Réalisant que l'exemple que j'ai choisi à même la théorie écologique peut avoir des liens sentimentaux pour quelques-uns d'entre vous, je donne un second exemple extrait d'une discipline autre que l'écologie et qui, je l'espère, nous fournira une confirmation objective de ma thèse. Le modèle hydrodynamique élaboré par Escher et indiqué à la fig. 1 n'est pas sans intérêt en ces temps de crise d'énergie. Malheureusement, la conclusion générale d'Escher est à l'encontre des lois de la thermodynamique. Remarquez cependant que la conclusion de l'artiste a été atteinte par exactement le même processus que celui que je viens d'analyser : des combinaisons apparemment correctes de propriétés internes choisies aboutissant à une conclusion émergente inacceptable. Techniquement parlant, les tactiques de l'artiste diffèrent légèrement des méthodes de modélisation écologique, en ce sens qu'Escher a pris une subtile liberté avec les lois de la perspective dans le processus de représentation d'un système qui devait exister en 3 dimensions et qui est contraint à 2 dimensions. Cette différence, à mon avis, est insignifiante. L'analyse écologique implique inévitablement la représentation d'une réalité à n dimensions en une forme considérablement simplifiée : la seule distinction réelle, par conséquent, touche les lois émergentes qui peuvent être violées durant le processus de simplification. On admet, je l'espère, dans les termes de Robert Rosen, que « l'observation et la théorie au palier élevé d'organisation précède nécessairement la synthèse effective au palier plus bas » (Rosen 1969).

Ma suggestion est qu'on a besoin de beaucoup plus d'observation et de théorie fondée sur l'observation, aux paliers organisationnels élevés, avant de pouvoir mettre de l'avant des explications internes effectives des processus écologiques.

Une bonne partie de ce que j'ai dit plus haut a l'aspect d'une critique et est négatif. C'est que je ne pouvais pas facilement illustrer ma thèse d'exemples positifs, bien qu'il en existe en abondance dans la littérature écologique.

La paradigme de Fry

Au lieu de prendre de votre temps avec des illustrations positives, je voudrais, simplement pour des raisons de symétrie, revenir brièvement à mon point initial. Ma contribution à notre tâche conjointe d'élucider le paradigme de Fry, et à ce titre, j'attire votre attention sur la façon remarquablement constante et productive dont M. Fry a étudié les comportements émergents des systèmes biologiques qu'il a choisis comme sujets d'études. Toutes les fois qu'apparaît une analyse interne dans ses travaux, elle vient toujours après identification des propriétés émergentes pertinentes.

J'estime que ceci n'est pas une coïncidence, en dépit du fait que cette qualité est apparue dans ses travaux bien avant le développement actuel de l'analyse systémique grâce à laquelle de telles observations sont maintenant faciles. C'est plutôt une conséquence profonde et bien pensée d'une dépendance de l'observation directe du système intégral à tous les stades d'une étude. Bref, le paradigme de Fry ne semble pas beaucoup se fonder sur une contemplation en chambre de la « natura naturans ». À mon point de vue, ce concept est au coeur du paradigme de Fry.

La seule question qui demeure dans mon esprit est de savoir si M. Fry est d'accord avec moi dans cette analyse, sans compter les autres parmi vous.

Fry, F. E. J., and K. E. F. Watt. 1957. Yields of year classes of the smallmouth bass hatched in the decade of 1940 in Manitoulin Island waters. Trans. Am. Fish. Soc. 85: 135–143.

Goodman, D. 1974. The validity of the diversity-stability hypothesis. Proc. Int. Congr. Ecol. 1: 75–79.

Kuhn, T. S. 1970. The structure of scientific revolutions. 2nd ed. Int. Encycl. Unified Sci. 2: 210 p.

May, R. M. 1973. Stability and complexity in model ecosystem. Monographs in population biology No. 6. Princeton University Press, Princeton, N.J. 235 p.

Rosen, R. 1969. Hierarchical organization in automata theoretic models of biological systems, p. 179–199. *Dans* L. L. White , A. G. Wilson, and D. Wilson [ed.] Hierarchical structures. American Elsevier Publishing Co., Inc., New York, N.Y. 322 p.

Ryder, R. A. 1965. A method for estimating the potential fish production of north-temperate lakes. Trans. Am. Fish. Soc. 94: 214–218.

Commentaires

F. E. J. Fry — Vous avez en fait donné, ou à peu près, le dernier cours que j'essaie moi-même de donner depuis longtemps. J'ai déjà soumis quelques-unes de ces idées à un séminaire d'étudiants diplômés il y a quelques années, et certains parmi l'auditoire ont cru que j'avais perdu la boule. Rosen, dans ses divers écrits, expose ces idées plus clairement que tout autre. Essentiellement, ces idées indiquent exactement la différence entre l'autécologie et la physiologie du milieu.

L'autécologie porte sur les activités des organismes. Ce sont les propriétés émergentes, les choses que nous étudions fondamentalement à ce niveau d'organisation. Mais pour les analyser, il vous faut examiner le palier inférieur suivant, ou ce que j'appellerais le « plan d'organisation » inférieur suivant. Il en ressort donc que la cause la plus rapprochée de ces activités est l'énergie dépensée pour produire ces activités; et c'est là la raison pour la subtile distinction entre activité et métabolisme, le métabolisme étant simplement un terme généralisé pour l'énergie impliquée.

En autécologie, il s'agit donc de connaître la capacité de l'organisme; la force avec laquelle la mule peut ruer. C'est ainsi qu'en analysant la ruade de la première mule (ce qui vous exempte des ruades de

toutes les mules), vous pouvez faire une analyse approximative pour arriver à une généralisation qui vous permettra soit d'éviter le sabot de la mule suivante soit de lui donner un coup en retour, selon la réponse que vous dicte l'analyse.

Si vous poursuivez plus loin votre analyse, vous allez à l'encontre de vos propres intentions. Le principe qui ressort ici est que la connaissance de la physiologie musculaire, quelle qu'elle soit, ne me permettrait pas de prédire le coup de pied de la mule : pour une prédiction de cette nature, il me faut comprendre le système au palier émergent approprié de comportement.

De par sa définition générale, un système sert au confinement ou au passage de l'énergie. À long terme, c'est toujours un passage, bien que l'énergie puisse être confinée telle quelle pendant des siècles, comme par exemple dans les noyaux d'une molécule d'eau. C'est donc l'énergie qui est confinée ou canalisée par un arrangement de forme. Par définition, la forme est fondamentalement un arrangement de forces. On ne sait pas tout à fait ce qu'est l'énergie, ou ce qu'est la masse, parce que ce sont des définitions opérationnelles. À la fin, il ne vous reste plus que des définitions opérationnelles.

Il vous faut donc savoir, pour tout niveau d'organisation, quelle est la propriété émergente. Pour un écosystème, la propriété émergente, à mon sens, est simplement le palier où l'énergie est confinée, sous forme d'énergie potentielle, comparativement au flux d'énergie qui le frappe ou qui le traverse.

Je l'ai dit dans des leçons précédentes et je voudrais le répéter, le pouce opposable est le grand fléau de l'humanité. Ce caractère règle l'attitude de l'homme à envisager les choses. Un exemple typique est celui du petit garçon qui n'en a pas assez de jouer avec son train miniature, il lui faut le démonter. L'ayant démonté, il n'a plus de train. On tombe dans ce picotage de rien, dans cette manipulation de démontage, ce que vous appelez l'analyse interne, parce que cela est tellement partie de notre propre organisation qu'il nous est difficile de considérer les propriétés émergentes. Dans le cas de l'écosystème, c'est presque impossible parce que nous sommes placés à l'intérieur du système. La grande faveur faite à l'humanité a été sa lenteur à désassembler les molécules. On n'aurait jamais appris de chimie si on avait commencé par désassembler les molécules; on n'aurait jamais non plus appris de physique. Nous avons appris la physique parce qu'il n'était pas trop facile de désassembler les roches, et c'est comme cela que vous apprenez à examiner la masse et l'énergie.

Il vous faut donc vous tenir à l'écart et examiner le système entier afin de comprendre ses propriétés. C'est là le grand problème écologique et c'est là le grand problème autécologique. Les gens s'imaginent que mesurer une activité est chose trop simple. Mais tout ceci est du domaine de l'observation plutôt que de l'analyse. Quant à cela, ce qui est sujet d'observations pour une personne est sujet d'analyse pour une autre personne. Vous considérez les propriétés à un palier d'organisation et vous utilisez ces observations pour analyser le palier d'organisation inférieur. Si vous prenez les propriétés à trop de paliers en bas, vous faites preuve de stupidité : et vous ne pouvez aller dans l'autre direction.

J'ai tenté réellement de rassembler dans un article quelques-unes de ces idées. L'article n'eut pas une circulation trop étendue : il parut dans une petite publication polycopiée préparée par une équipe d'ingénieurs de Sydney. L'argument présenté était qu'en ce qui concerne la pollution thermique, je ne pouvais, du point de vue autécologique, traiter que d'une question. Cette question a trait à l'ensemble immédiat de circonstances qui entraîneront la mort d'un organisme, en particulier un changement de température. Quand je me trouve dans un environnement où la température n'a pas cet effet coup de massue, où il n'y a pas interaction, je suis dans une situation où il ne m'est plus possible de prédire. Si par ailleurs on me dit quelle est cette situation particulière, je suis alors capable, par interaction entre les facteurs limitants et contrôlants, de répondre à la question spécifique. Mais il n'y a pas de façon générale de passer de l'autécologie à la synécologie. Il est possible de retourner à l'autécologie à partir de la synécologie, mais non dans l'autre sens.

Je ne puis comprendre pourquoi ceci n'est pas clairement indiqué dans les manuels les plus élémentaires. Une autre chose que je ne puis comprendre est pourquoi ne puis-je expliciter de façon à ce que les gens ne croient pas la chose ridicule.

H. A. Regier — Jusqu'à quel point tout le concept de l'émergence est-il une conséquence nécessaire de la perception de la nature comme étant hiérarchique?

F. E. J. Fry — J'allais justement terminer avec une autre remarque à l'effet qu'il y a à mon avis un spectre d'hiérarchies. Si vous reveniez à une situation chaotique, ce serait ce que j'appelle un système totalement dépourvu d'interactions. Mon idée d'un système relativement dépourvu d'interactions serait un peu comme une course de lévriers, où vous avez une série de pistes, avec un lapin mécanique qui peut aller plus vite que n'importe quel lévrier. Les lévriers se font concurrence, mais essentiellement, compte tenu de ce qui peut se produire sur la piste, votre connaissance de la performance passée des lévriers vous permet de prédire assez bien le résultat de la course. C'est un système dans lequel chaque individu agit par lui-même, c'est-à-dire, dans lequel chaque sous-système est indépendant, et le résultat dépend de l'excellence sans alliage des sous-systèmes et non de leur intégration hiérarchique.

À l'autre extrême, vous avez la hiérarchie étroitement intégrée. Ce qui se rapproche le plus d'une hiérarchie complète est, je crois, une molécule où les forces sont tellement bien équilibrées que les orbites des électrons sont fixés et le tout est soumis au schéma intégral des forces. Un organisme est en grande partie hiérarchique, disons 90%, mais pas tout à fait.

Il y a quelque part un écosystème par exemple. La différence se situe réellement entre les fractions déterministes et stochastiques de la situation. Je ne comprends pas encore clairement cette différence, et même, je suppose, je suis entièrement perdu. Mais j'essaie de démêler cela et c'est une des choses qui m'intriguent ces temps-ci (en plus des serres en plastique).

Il y a un autre concept qui s'y rattache, concept que j'ai en réalité acquis de Rosen, à savoir que les systèmes hiérarchiques sont formés fondamentalement par hasard — et quand je dis hasard je ne veux pas dire accident: ils prennent naissance à un certain niveau statistique de probabilité à partir des situations dépourvues d'interactions que je mentionnais il y a un moment. Ceci engendre la sorte de principe d'incertitude qui s'applique quand vous essayez d'ajuster une espèce individuelle dans un écosystème. Essentiellement alors ce que je dis, et je le dis très doucement parce que dans ce cas-ci j'espère plus que je ne crois, est que le sous-système a tendance à être plus hiérarchisé que le système dont il est un sous-ensemble — de sorte que le plus grand système de tous est celui qui est le plus probabiliste.

S. R. KERR — Une autre dimension à cette question et qui me rend particulièrement perplexe en ce moment est de savoir s'il y a des différences qualitatives dans les catégories de propriétés émergentes. Par exemple, la dureté d'un cristal est une propriété émergente, de même que le site d'activité d'un enzyme, et le reste; est-ce qu'on peut analyser toutes ces propriétés de la même façon, ou y a-t-il des différences qualitatives qui ne peuvent être ignorées?

F. E. J. FRY — Oui, la dureté d'un cristal est une propriété physique; une propriété du réseau cristallin, de l'interaction des atomes. Semblablement, les propriétés des molécules sont des propriétés chimiques. Je ne veux pas pousser ceci trop loin, mais ce sont des plans d'organisation : il y a des propriétés physiques, des propriétés chimiques et des propriétés biologiques, et probablement aussi des propriétés sociales — ce sont tous des niveaux différents d'organisation.

S. R. KERR — Mais sont-ils qualitativement différents? Résultent-ils de sortes d'intégration fondamentalement différentes?

F. E. J. FRY — Eh bien! je ne sais pas trop si ce sont des différences qualitatives, parce que je ne sais pas réellement ce qu'est une qualité. Je suis porté à croire que toutes les différences qualitatives sont des différences quantitatives de lieux et de vitesses de changements, et je n'en sais pas davantage. Ce sont des différences quantitatives dans la complexité de forme, pour revenir à la définition fondamentale, étant donné qu'il s'agit de schémas de forces.

S. R. KERR — Je voudrais bien comprendre cela.

F. E. J. FRY — Moi aussi! Je pourrais alors publier un article sur le sujet.

L. M. DICKIE — Vos observations se font-elles à différentes échelles pour chacun de ces plans d'organisation?

F. E. J. FRY — Ah! oui!

L. M. DICKIE — Mais ces sortes d'observations sont les mêmes, n'est-ce-pas? C'est le même observateur?

F. E. J. FRY — C'est le même observateur, mais il fait une mesure différente. Vous ne pouvez mesurer une propriété chimique avec une verge, mais seulement une propriété physique. Vous ne pouvez non plus juger d'une oeuvre musicale de cette façon.

L. M. DICKIE — Vous le pouvez, mais vous mesurez quelque chose qui n'est pas pertinent.

F. E. J. FRY — C'est exact. Je crois que c'est une différence importante, que vous utilisiez un appareil différent pour des mesures à chaque palier d'organisation. C'est peut-être là une première approximation vers une généralisation raisonnable.

L. M. DICKIE — Ce qui me trouble dans ce cas, c'est que je ne sais pas comment traiter les liens entre les paliers hiérarchiques. Par exemple, si je parle de l'utilisation de la nourriture dans un système, je dois faire face au problème qu'à un niveau, j'ai une population d'une certaine densité, cette densité affecte les quantités que chaque individu mange, et ceci à son tour déclenche un certain taux de production d'enzymes dans l'estomac des individus. Ce qui semble important ici, c'est que la population a une influence sur le déclenchement des enzymes. Dans ce lien, est-ce que je descend de deux paliers hiérarchiques?

F. E. J. FRY — Je le crois. Le problème ici est fondamental quant au rapport de l'autécologie à la physiologie et à la biochimie.

L. M. DICKIE — Il me semble que pour connaître ce système, il me faut établir une série explicite d'observations sur la densité et sur la production d'enzymes,

chose qu'on ne peut faire simplement en observant une paire individuelle quelconque à des paliers hiérarchiques avoisinants.

S. R. KERR — Rosen a quelque chose à dire dans ce contexte. Il mentionne en un sens la façon artificielle dont nous décrivons les systèmes. Il parle, en termes que je comprends vaguement, de représenter les variables de l'état réel du système par des choses facilement observables. Je crois que c'est là essentiellement le processus dont vous parlez.

F. E. J. FRY — Eh bien! c'est là tout le truc. Il s'agit d'examiner les paliers qui vous intéressent de façon à traiter des propriétés que le système vous offre.

H. A. REGIER — Mais comment pouvez-vous savoir au début si oui ou non vos perspectives ou vos perceptions présentent des obstacles?

F. E. J. FRY — Vous ne le pouvez pas — et c'est exactement ce qui arrive. Tout le truc dans l'observation (et c'est ce que A. G. Huntsman a prêché toute sa vie) est d'examiner une chose avec des yeux complètement dépourvus de biais. Et cela est très difficile.

H. A. REGIER — C'est même impossible.

F. E. J. FRY — Non, ce n'est pas possible. C'est pourquoi vous examinez la chose de cet angle-ci et de cet angle-là, vous lui donnez un coup de pied, vous la tâtez ici et là. Il vous faut avoir une expérience globale avant de pouvoir vous débarasser de votre biais originel. Vous pouvez améliorer vos observations avec l'expérience, de même d'ailleurs que vous pouvez les ruiner complètement. Ce qui veut dire qu'il vous faut pénétrer graduellement dans un sujet particulier.

S. R. KERR — À quel stade de vos travaux ces idées sont-elles devenues claires?

F. E. J. FRY — Ces idées? Elles ne sont pas encore claires. Je crois avoir été le premier à parler d'une séparation explicite entre activité et métabolisme. Je ne crois pas qu'aucun de mes collègues ou prédécesseurs immédiats ait travaillé dans cette direction. En fait, les choses étaient peut-être plus claires sous ce rapport dans les travaux des années 1890.

J'ai commencé à m'intéresser au problème vers 1946. C'était juste après la guerre, et je n'avais pas à enseigner cet hiver-là. J'avais fait un peu de travail sur les facteurs létaux et comme résultat, j'étais arrivé avec beaucoup de difficulté à la généralisation extrêmement simple des différences entre résistance et tolérance. J'avais décidé de démêler le tout et y avais consacré cet hiver-là. Je ne savais pas exactement ce que j'avais accompli jusqu'à la fin de l'hiver, alors que j'ai travaillé sur l'article de 1947. Fondamentalement, je n'ai pas été capable de changer beaucoup ma pensée depuis.

FIG. 1. Les participants au colloque de Fry. N'apparaissent pas sur la photo, A. H. Best, W. J. Christie et D. Stevens. (Photo R. W. McCauley.)

Extraits choisis des discussions du colloque

« The hand is the cutting edge of the mind »

Jacob Bronowski/Ascent of man

« The great curse of humanity is the opposable thumb »

F. E. J. Fry/Présent colloque

Le programme de ce colloqu a été établi de façon à offrir de nombreuses occasions de discussion. Le dernier avant-midi, en particulier, a été consacré à l'élaboration plus poussée des points soulevés au cours des 2 jours précédents. À cause du manque d'espace, nous ne pouvons inclure ici une grande partie des discussions, malgré leur grand intérêt scientifique.

Le directeur de la publication s'est donc limité aux discussions qui amplifient le thème central unifiant qui a émergé des comptes rendus. Les éclaircissements donnés par M. Fry lui-même sur son approche conceptuelle fondamentale à la science a été une surprise agréable et bienvenue pour les participants, bien que tous eussent eu dans le passé et à divers titres plusieurs contacts avec lui. Ses vues apparaissent nulle part ailleurs et en disent beaucoup d'un des grands hommes de science canadiens.

Les deux citations du début de cette section englobent un aspect majeur du paradigme de Fry. Comme tout bon aphorisme, chaque citation exprime une profonde vérité avec une concision plus que mathématique. Bien qu'ils semblent contradictoires, ces aphorismes sont en fait complémentaires, et cette complémentarité est fondamentale au paradigme de Fry.

Comme Rosen l'a affirmé ailleurs et comme on l'a répété plus haut dans les comptes rendus de ce colloque, il est assez clair que la science n'a à sa disposition que deux méthodes générales d'analyse : analyse interne et analyse externe. C'est là le paradoxe apparent des aphorismes. Contrairement à la mode en cours dans la plupart des sciences (si vous avez des doutes sur ce point, vous n'avez qu'à jeter un coup d'oeil sur les réalisations des détenteurs de prix Nobel en sciences au cours de la dernière décennie), le paradigme de Fry n'adopte pas l'analyse interne comme approche principale. Il ne rejette pas pour autant l'analyse interne, la raison d'être du pouce opposable. Il reconnaît plutôt les contraintes sérieuses auxquelles l'analyse interne est assujettie et donne à l'analyse externe, comme complément et prédécesseur de l'autre, l'importance qui lui revient.

Fry a exposé ce point de vue on ne peut plus clairement et de deux façons générales au cours du colloque. La première façon, plus abstraite, a consisté à plusieurs reprises à mettre l'accent sur la définition générale de forme comme un arrangement de forces, en vertu desquelles tous les systèmes ont leur énergie canalisée par une forme cohérente. La forme, dans ces termes, peut exister soit dans l'espace soit dans le temps, en ce sens que le confinement de l'énergie peut se produire au sein d'une oscillation périodique dans le temps tout comme dans les limites d'un schéma spatial.

De ce point de vue général il découle que la compréhension du schéma intégral des forces observables à un palier donné d'organisation doit nécessairement précéder l'analyse interne à des paliers organisationnels plus bas. Un des nombreux exemples qu'il a donnés pour appuyer ce point de vue est, en ses propres termes :

F. E. J. FRY . . . le principe en vertu duquel un animal fait ce qu'il peut et s'arrête alors qu'il est encore en avance. C'est un des problèmes que pose l'équation taux métabolique/grosseur du corps, et c'est également très clair en osmorégulation. Une des plus anciennes observations à ce sujet est que le taux respiratoire diminue quand vous placez un poisson d'eau salée en eau douce. Le taux respiratoire baisse simplement parce que le poisson n'ouvre pas la bouche. L'animal s'impose une restriction afin de continuer d'exister.

La seconde façon générale dont Fry a clarifié ses concepts fut son explication de l'analyse des facteurs, une composante importante de ses contributions scientifiques. L'extrait suivant est sa réponse à la demande d'Henderson d'une explication de la nécessité de facteurs masquants dans le système de Fry d'analyse de facteurs.

F. E. J. FRY Le groupe est nécessaire parce que c'est justement ce à quoi rhyme la régulation. À tous niveaux d'un système hiérarchique quelconque, il doit y avoir certaines interactions de forme et d'énergie pour maintenir le système. La base de cette

énergie est canalisée par l'intermédiaire de la forme, et ceci conduit à la permanence du système. Un rapide dans une rivière est un système parce que la vague qu'il produit est essentiellement toujours au même endroit. Elle est là en permanence à cause d'équilibres hydrodynamiques.

N. HENDERSON Je suis plus perplexe que jamais!

F. E. J. FRY Il n'y a en réalité que deux facteurs fondamentaux. Ce sont les facteurs contrôlants, l'état d'activation de la matière; et les facteurs limitants, la disponibilité de la matière. Vous pouvez donc résoudre tout le problème par l'interaction de ces deux facteurs. L'introduction de facteurs masquants arrive, à mon avis, comme catégorie supplémentaire très éclairante, parce qu'elle couvre les coûts de la régulation.

Les interactions elles-mêmes se trouvent dans l'univers. Elles sont accessibles à l'organisme, elles peuvent fort bien être fabriquées sur les lieux, au sein de l'organisme, à l'aide d'un enzyme. Un enzyme est exactement cela: il met à profit la conformation des atomes pour produire une propriété permettant au métabolisme de fonctionner à la température du moment.

C'est là un facteur masquant. On met à profit la propriété des distances et des successions atomiques, ce qui est un concept passablement obscur. La transpiration comme mécanisme de contrôle de hautes températures est un exemple que j'ai employé presque ad nauseam. L'environnement attaque l'organisme en termes de radiation solaire et l'organisme doit dissiper la radiation. Pour ce faire, il a développé un système qui met à profit la chaleur latente de fusion. Ce sont deux propriétés de l'environnement, l'énergie radiante et la chaleur latente de fusion. L'organisme doit fournir une matrice permettant à ces deux propriétés de fonctionner à son propre avantage. L'organisme n'est pas impuissant.

L'autre exemple rebattu que j'emploie est celui de l'avocat des sociétés. Il vous faut vous conformer à la loi, mais si vous pouvez faire jouer une loi contre une autre, vous pouvez alors vous conformer. C'est ça la régulation.

L. M. DICKIE Hier, vous avez dit quelque chose à l'effet que si vous montez dans un système, à des paliers toujours plus élevés d'organisation, vous passez d'une forme bien définie à une forme statistique. Si je comprends bien, vous égalisez le coût de la forme aux facteurs masquants. Alors, quand vous êtes au palier élevé, ce facteur de disponibilité de fourrage dont nous parlons, ce q, l'appelleriez-vous un facteur masquant?

F. E. J. FRY J'ai de la difficulté à transposer dans la synécologie les facteurs tels que décrits en autécologie. Ils peuvent y entrer de quelque façon, mais seulement en travaillant sur l'individu, ils ne sont donc pas des propriétés de la communauté : c'est bien la même relation entre la physiologie et l'autécologie. Essentiellement, les systèmes hiérarchiques ont leur origine dans les systèmes stochastiques, les chances étant pondérées par les « facteurs », au sens où j'emploie le terme.

La discussion passa de là aux points soulevés par Brett et autres sur l'aspect général de ces vues. Quand on lui demanda jusqu'où on pouvait aller avec cet idée de facteurs (e.g. jusqu'à la température, à la régulation ionique), Fry répondit :

F. E. J. FRY J'irais jusqu'au n^{e} degré, ceci est l'essence de tout l'organisme. C'est toute la régulation organique.

Bref, l'idée est que la régulation ne peut se faire que par l'intermédiaire de la forme et ne peut être comprise sans une observation intégrale de la forme émergente elle-même, observation faite au niveau d'organisation approprié au problème qu'on veut résoudre.

Comme extension épistémologique et d'adieu au paradigme de Fry, l'échange suivant peut avoir un intérêt:

H. A. REGIER Vous êtes-vous déjà demandé ce que vous aviez perdu en conceptualisant le problème de la façon dont vous l'avez fait?

F. E. J. FRY . . . Ce que j'ai perdu en devenant un autécologiste a été l'aptitude à devenir un synécologiste. Si j'étais devenu un synécologiste, j'aurais perdu l'aptitude à devenir un philosophe. J'ai la conviction qu'un homme qui peut s'occuper du système le plus large de l'univers est en tête; il est l'homme possédant le système le plus intellectuellement satisfaisant. Si j'étais devenu un chimiste, j'aurais perdu toute aptitude à devenir un biologiste. D'autre part, de par la nature des choses et selon votre propre nature humaine, je crois que vous retirez la plus grande satisfaction en manipulant le

palier de détail que vous pouvez maîtriser au plus haut degré. L'homme qui comprend l'univers est un être qui se sent parfois bien seul mais qui, dans son for intérieur, a la plus grande satisfaction.

Remerciements

Ce colloque n'aurait pu naturellement être une telle occasion de découvertes sans la participation enthousiaste de ceux qui y ont assisté. Il n'aurait pu non plus être entrepris, encore moins avoir réussi, sans l'aide substantielle de divers administrateurs ayant le bonheur de posséder cette perspicacité qui leur permet de reconnaître une bonne chose : ce sont (par ordre alphabétique) K. K. Irizawa, W. R. Martin et J. D. Roseborough. Les principaux organismes qui ont contribué une aide substantielle et à peu près à part égale sont l'Office des recherches sur les pêcheries du Canada et l'Ontario Ministry of Natural Resources.

D. Cucin, J. Ferrigan, B. Kukhta, J. MacLean et J. Murdock, entre autres, ont apporté une aide également essentielle.

Les directeurs de la publication de ces comptes rendus, A. H. Lawrie et S. R. Kerr méritent une accolade spéciale.

À chacun et à M. Fry en particulier, nos sincères remerciements.

K. H. Loftus
H. A. Regier
H. H. Harvey
S. R. Kerr
Comité d'organisation

Profil de F. E. J. Fry

I. Curriculum Vitae

Fry, Frederick Ernest Joseph

Né: Woking, Surrey, Angleterre, 17 avril 1908
B.A., Université de Toronto, Biologie, Hon. 1re cl., 1933
M.A., Ph.D. Université de Toronto, 1935, 1936
Travaux postgradués en écologie aquatique
Enseignement et recherche en écologie, en particulier sur les organismes d'eau douce. Auteur de quelque 60 articles scientifiques. Cotraducteur de « Ruttner — Fundamentals of Limnology »
Assistant de recherches Université de Toronto, 1936
Divers postes jusqu'à Professeur de zoologie, 1936–56
1941–45 Service militaire dans l'Aviation royale canadienne, chargé de recherches en médecine de l'aviation
Licencié avec le grade de Chef d'escadrille
Reçoit la M.B.E. 1944
Consultant, Ontario Department of Lands and Forests,
U.S. Public Health Service jusqu'en 1968
1948 Élu membre de la Société royale du Canada
1950 Reçoit une citation de la Wildlife Society of America pour la meilleure publication en biologie des pêches
1951 Président, American Society of Limnology and Oceanography
1955 Professeur invité, Université d'Hawaii
1959 Boursier Guggenheim
1962 Récipiendaire de la Médaille Flavelle de la Société royale du Canada pour excellence de ses recherches
1962 Vice-président, International Association for Pure and Applied Limnology
1964 Membre, Office des recherches sur les pêcheries du Canada
1965 Président, Comité adjoint de la recherche sur la pollution de l'eau, Conseil national de recherches du Canada
1965 Membre, Board of Consultants on Bay-Delta Project, California Water Quality Control Board
1965 Membre, Office consultatif scientifique et Groupe d'études économiques, Commission internationale des pêcheries des Grands lacs
1966 Président, American Fisheries Society
1966 Président, Société canadienne des zoologistes
1967 Membre, U.S. National Technical Advisory Committee on Water Quality Requirements
1968 Médaille du Centenaire du Canada pour « Services à la Nation »
1968 Professeur invité, Université d'Hawaii
1969 Commissaire, Comission internationale des pêcheries des Grands lacs
1970 Doctorat honorifique, D.Sc., Université du Manitoba
1971 Médaille de bronze de l'American Fisheries Society pour éminentes contributions aux sciences halieutiques
1972 Président, American Institute of Fishery Research Biologists
1973 Consultant en thermobiologie auprès du Laboratoire national Argonne
1974 Établissement de la médaille Fry par la Société canadienne des zoologistes, élu membre honoraire de cette société
1974 Professeur émérite Université de Toronto
1974 Associé, Institut des études de l'environnement, Université de Toronto

II. À la retraite

Au moment de sa mise à la retraite du Département de zoologie de l'Université de Toronto en 1974, M. Fry a été nommé Professeur émérite. Il continue d'occuper, à temps partiel, le poste d'Associé à l'Institut des études de l'environnement, Université de Toronto. Il est consultant à temps partiel auprès de la société James F. MacLaren Ltd., qui exécute sous contrat avec Hydro Nouveau-Brunswick des travaux au Projet de station thermonucléaire de Pointe Lepreau, N.-B. Il est également éditeur du nouveau *Journal of Great Lakes Research* publié par l'International Association for Great Lakes Research.

Dans ses temps libres (sic), c'est un jardinier enthousiaste. Il espère pouvoir un jour construire un chalet sur le terrain qu'il possède dans l'île Manitoulin, et qui sera chauffé en grande partie par énergie solaire sur laquelle il poursuit des expériences depuis une dizaine d'années.

Sa porte demeurera naturellement ouverte, comme toujours, aux étudiants et associés qui le consultent sur leurs problèmes et qui, inévitablement sortent toujours de chez lui dans un état d'esprit beaucoup meilleur.

III. Liste des publications de M. F. E. J. Fry

1. Dymond, J. R., and F. E. J. Fry. 1932. Notes on the breeding habits of the green snake (*Liopeltis vernalis*). Copeia 2: 102 p.
2. Fry, F. E. J. 1937. The summer migration of the cisco, *Leucichthys artedi* (Le Sueur) in Lake Nipissing, Ontario. Univ. Toronto Stud. Biol. Ser. 44, Publ. Ont. Fish. Res. Lab. 55: 1–91.
3. Fry, F. E. J., and W. A. Kennedy. 1937. Report on the 1936 lake trout investigation, Lake Opeongo, Ontario. Univ. Toronto Stud. Biol. Ser. 42, Publ. Ont. Fish. Res. Lab. 54: 1–120.
4. Fry, F. E. J., E. C. Black, and P. F. Elson. 1937. A note on the effect of the increased carbon dioxide content of water on the buoyancy of the anaesthetized guppy, *Lebistes reticulatus* (Peters). Abstr. Trans. R. Soc. Can. May Meeting: 52 p.
5. Fry, F. E. J., E. C. Black, and L. Irving. 1938. The effect of CO_2 in water upon respiration of fish. Science 88: 502 p.
6. Fry, F. E. J. 1939. A comparative study of Lake trout fisheries in Algonquin Park, Ontario. Univ. Toronto Stud. Biol. Ser. 46, Publ. Ont. Fish. Res. Lab. 58: 1–69.
7. ———. 1939. The position of fish and other higher animals in the economy of lakes. Am. Assoc. Adv. Sci. 10: 132–142.
8. ———. 1939. The influence of carbon dioxide on the utilization of oxygen by certain species of fish in the Toronto region. Am. J. Physiol. 126: 497–498.
9. Fry, F. E. J., J. R. Brett, and G. H. Clawson. 1942. Lethal limits of temperature for young goldfish. Rev. Can. Biol. 1: 50–56.
10. Harkness, W. J. K., and F. E. J. Fry. 1942. Game fish management in Algonquin Park lakes. Trans. North Am. Wildl. Conf. 7: 398–404.
11. Fry, F. E. J. 1943. A method for the calculation of the growth of fishes from scale measurements. Univ. Toronto Stud. Biol. Ser. 51, Publ. Ont. Fish. Res. Lab. 61: 5–18.
12. Fry, F. E. J., J. S. Hart, and K. F. Walker. 1946. Lethal temperature relations for a sample of young speckled trout (*Salvelinus fontinalis*). Univ. Toronto Stud. Biol. Ser. 54, Publ. Ont. Fish. Res. Lab. 66: 1–47.
13. Cuerrier, J. P., F. E. J. Fry, and G. Prefontaine. 1946. Liste préliminaire des poissons de la région de Montréal et du lac Saint-Pierre. Nat. Can. 73: 17–32.
14. Fry, F. E. J., V. S. Black, and E. C. Black. 1947. Influence of temperature on the asphyxiation of young goldfish (*Carassius auratus* L.) under various tensions of oxygen and carbon dioxide. Biol. Bull. 92: 217–224.
15. Fry, F. E. J. 1947. The South Bay experiment. Sylva 3: 15–25.
16. ———. 1947. Effects of the environment on animal activity. Univ. Toronto Stud. Biol. Ser. 55, Publ. Ont. Fish. Res. Lab. 68: 1–62.
17. Fry, F. E. J., and J. S. Hart. 1948. The relation of temperature to oxygen consumption in the goldfish. Biol. Bull. 94: 66–67.

18. FRY, F. E. J., AND V. . CHAPMAN. 1948. The lake trout fishery in Algonquin Park from 1936 to 1945. Trans. Am. Fish. Soc. 75: 19–35.
19. FRY, F. E. J., AND J. S. HART. 1948. Cruising speed of goldfish in relation to water temperature. J. Fish. Res. Board Can. 7: 169–175.
20. FRY, F. E. J. 1949. Lake trout in our inland waters. Sylva 5: 3–13.
21. FRY, F. E. J., A. C. BURTON, AND O. G. EDHOLM. 1949. A simple gas analyser. Can. J. Res. 27: 188–194.
22. FRY, F. E. J. 1949. Statistics of a lake trout fishery. Biometrics 5: 27–67.
23. 1950. A splashless tank for transporting fish. Can. Fish Cult. 10: 1–2.
24. 1951. Some temperature relations of fish. Fed. Proc., Am. Soc. Exp. Biol. 10: 46 p.
25. 1951. Some environment relations of the speckled trout (*Salvelinus fontinalis*). Proc. Northeast. Atl. Fish. Conf. p. 1–29.
26. 1951. A fractionating column to provide water of various dissolved oxygen content. Can. J. Technol. 29: 144–146.
27. 1952. The role of research in fisheries management in Ontario from the research point of view. Can. Fish Cult. 12: 20–21.
28. RUTTNER, F. 1952. Fundamentals of limnology. (Translated by F. E. J. Fry and D. G. Frey) University of Toronto Press, Toronto, Ont. p. 1–108.
29. FRY, F. E. J. 1953. The 1949 year class of lake trout in south Bay, Lake Huron. Trans. Am. Fish. Soc. 82: 178–192.
30. FRY, F. E. J., AND M. B. GIBSON. 1953. Lethal temperature experiments with speckled trout × lake trout hybrids. J. Hered. 44: 56–57.
31. GIBSON, E. S., and F. E. J. FRY. 1954. The performance of the lake trout, *Salvelinus namaycush*, at various levels of temperature and oxygen pressure. Can. J. Zool. 32: 252–260.
32. BLACK, E. C., F. E. J. FRY, AND V. S. BLACK. 1954. The influence of carbon dioxide on the utilization of oxygen by some freshwater fish. Can. J. Zool. 32: 408–420.
33. FRY, F. E. J. 1956. Movements of drift cards in Georgian Bay in 1953. J. Fish. Res. Board Can. 13: 1–5.
34. FRY, F. E. J., and K. E. F. WATT. 1957. Yields of year classes of the smallmouth bass hatched in the decade of 1940 in Manitoulin Island waters. Trans. Am. Fish. Soc. 85: 136–143.
35. FRY, F. E. J. 1957. The aquatic respiration of fish, p. 1–63. *Dans* M. E. Brown [ed.] The physiology of fishes I. Academic Press, Inc., New York, N.Y.
36. 1957. The lethal temperature as a tool in taxonomy. Annee Biol. 33: 205–219.
37. 1958. Temperature compensation. Annu. Rev. Physiol. 20: 207–224.
38. FRY, F. E. J., AND J. C. BUDD. 1958. The survival of yearling lake trout planted in South Bay, Lake Huron. Can. Fish Cult. 23: 1–9.
39. GARSIDE, E. T., and F. E. J. FRY. 1959. A possible relationship between yolk size and differentiation in trout embryos. Can. J. Zool. 37: 383–386.
40. FRY, F. E. J. 1959. The oxygen requirements of fish. U.S. Public Health Serv., R. A. Taft, Sanit. Eng. Cent., Tech. Dep. W60-3: 106–109.
41. 1960. Requirements for the aquatic habitat. Pulp Paper Mag. Can. Tech. Sect., Feb.: 3–8.
42. BUDD, J. C., AND F. E. J. FRY. 1960. Further observations on the survival of yearling lake trout planted in South Bay, Lake Huron. Can. Fish Cult. 26: 7–13.
43. FRY, F. E. J., D. CUCIN, J. C. KENNEDY, AND A. PAPSON. 1960. The use of lead versenate to place a time mark on fish scales. Trans. Am. Fish. Soc. 89: 149–153.
44. MCCOMBIE, A. M., AND F. E. J. FRY. 1960. Selectivity of gill nets for lake whitefish, *Coregonus clupeaformis*. Trans. Am. Fish. Soc. 89: 176–184.
45. FRY, F. E. J., AND K. S. NORRIS. 1962. The transportation of live fish, p. 595–608. *Dans* G. Borgstrom [ed.] Fish as food. Academic Press, Inc., New York and London.
46. FRY, F. E. J., AND V. LEGENDRE. 1963. Ontario and Quebec, p. 487–519. *Dans* D. G. Frey [ed.] Limnology in North America. Wisconsin University Press, Madison, Wis.

47. ARAI, M. N., E. T. COX, AND F. E. J. FRY. 1963. An effect of dilutions of seawater on the lethal temperature of the guppy. Can. J. Zool. 41: 1011–1015.
48. FRY, F. E. J. 1964. Animals in aquatic environments: fishes, p. 715–728. *Dans* D. B. Dill [ed.] Handbook of physiology. 4: adaptation to the environment. Am. Physiol. Soc., Washington.
49. 1967. Responses of vertebrate poikilotherms to temperature, p. 375–409. *Dans* A. H. Rose [ed.] Thermobiology. Academic Press, Inc., London.
50. ANDERSON, D. V., AND F. E. J. FRY. 1967. The thermal regime of Georgian Bay (1953, 1954). Ont. Dep. Lands For. Res. Rep. 80: 32 p.
51. BUDD, J. C., F. E. J. FRY. AND J. B. SMITH. 1968. Survival of marked lake trout in Lake Manitou, Manitoulin Island, Ontario. J. Fish. Res. Board Can.. 25: 2257–2268.
52. BUDD, J. C., F. E. J. FRY, AND P. S. M. PEARLSTONE. 1969. Final observations on the survival of planted lake trout in South Bay, Lake Huron. J. Fish. Res. Board Can. 26: 2413–2424.
53. FRY, F. E. J. 1969. Some possible physiological stresses induced by eutrophication, p. 531–536. *Dans* Eutrophication: causes, consequences, correctives. Natl. Acad. Sci., Washington, D.C.
54. STEVENS, E. D., AND F. E. J. FRY. 1970. The rate of thermal exchange in a teleost, *Tilapia mossambica*. Can. J. Zool. 48: 221–226.
55. FRY, F. E. J., AND P. W. HOCHACHKA. 1970. Fish, p. 79–134. *Dans* G. C. Whittow [ed.] Comparative physiology of thermoregulation. Vol. 1. Academic Press, Inc., New York, N.Y.
56. FRY, F. E. J., and E. T. COX. 1970. A relation of size to swimming speed in rainbow trout. J. Fish. Res. Board Can. 27: 976–978.
57. STEVENS, E. D., AND F. E. J. FRY. 1971. Brain and muscle temperatures in ocean caught and captive skipjack tuna. Comp. Biochem. Physiol. 38: 203–211.
58. FRY, F. E. J. 1971. The effect of environmental factors on the physiology of fish, p. 1–98. *Dans* W. S. Hoar and D. J. Randall [ed.] Fish physiology. Vol. VI. Academic Press, Inc. New York, N.Y.
59. MARTIN, N. V., AND F. E. J. FRY. 1972. Lake Opeongo: Effects of exploitation and introductions on the salmonid community. J. Fish. Res. Board Can. 29: 795–805.
60. STEVENS, E. D., AND F. E. J. FRY. 1972. The effect of changes in ambient temperature on spontaneous activity in skipjack tuna. Comp. Biochem. Physiol. 42: 803–805.
61. FRY, F. E. J. 1972. Thermal facilitation and thermal stress, p. 5–19. *Dans* Thermal discharge engineering and ecology. Thermo-Fluids conference, Dec. 4–7, 1972. Inst. Eng., Sydney, Australia.
62. MARTIN, N. V., AND F. E. J. FRY. 1973. Lake Opeongo. The ecology of the fish community and of man's effect on it. Great Lakes Fish. Comm. Tech. Rep. 24: 34 p.
63. FRY, F. E. J. 1973. Book review of: Biological aspects of thermal pollution by P. A. Krenkel and F. L. Parker [ed.] 1969. Vanderbilt University Press, Nashville, Tenn. 407 p. Can. Field Nat. 87: 205.
64. STEVENS, E. D., AND F. E. J. FRY. 1974. Heat transfer and body temperatures in non-regulatory teleosts. Can. J. Zool. 1137–1143.

IV. Étudients gradués de F. E. J. Fry

Alderdice, D. F.
*Ayles, G. B.
Armstrong, J. J.
Basu, S. P.
Beamish, F. W. H.
Brograd, L.
Brett, J. R.
Coble, D. W.
Craigie, D. E.
Evans, D. O.
Everest, G. L.
Fahmy, F. K.
Ferguson, R. G.
Fraser, J. M.
Garside, E. T.
Gibson, M. B.
Graham, J. J.
Graham, J. M.
Griffiths, J. S.
Hallam, J. C.
Hart, J. S.
Henderson, N. E.
**Hurley, G. V.
Ihssen, P. O. E.
Job, S. V.
Kennedy, W. A.
Kutty, M. N.
***Lawler, G. H.
Lin, E. C.
K. H. Loftus
Martin, N. V.
Martin, W. R.
McCauley, R. W.
***McCracken. F. D.
Meth, F. F.
Muir, B. S.
Neil, J. H.
Payne, N. R.
Rao, G. M. M.
Sale, P. F.
Saunders, R. L.
Shepard, M. P.
Spangler, G. R.
Tait, J. S.
Tyler, A. V.
Wainio, A.
White, W. J.

---

*avec M. L. Butler
**avec M. H. A. Regier
***après M. J. R. Dymond

Liste des participants

D. F. Alderdice
Ministère de l'Environnement
Nanaïmo, Colombie-Britannique

A. H. Berst
Ministry of Natural Resources
Maple, Ontario

J. R. Brett
Ministère de l'Environnement
Nanaïmo, Colombie-Britannique

W. J. Christie
Ministry of Natural Resources
Glenora, Ontario

D. Cucin
Ministry of Natural Resources
Maple, Ontario

L. M. Dickie
Université Dalhousie
Halifax, Nouvelle-Écosse

D. Evans
Université de Toronto
Toronto, Ontario

J. M. Fraser
Ministry of Natural Resources
Maple, Ontario

F. E. J. Fry
Université de Toronto
Toronto, Ontario

S. Griffith
Université de Toronto
Toronto, Ontario

J. C. Hallam
Ontario Science Centre
Toronto, Ontario

H. H. Harvey
Université de Toronto
Toronto, Ontario

N. E. Henderson
Université de Calgary
Calgary, Alberta

P. Ihssen
Ministry of Natural Resources
Maple, Ontario

K. K. Irizama
Ministry of Natural Resources
Toronto, Ontario

S. R. Kerr
Ministry of Natural Resources
Maple, Ontario

A. H. Lawrie
Ministry of Natural Resources
Maple, Ontario

K. H. Loftus
Ministry of Natural Resources
Toronto, Ontario

R. W. McCauley
Université Wilfrid Laurier
Waterloo, Ontario

J. MacLean
Ministry of Natural Resources
Maple, Ontario

N. V. Martin
Ministry of Natural Resources
Maple, Ontario

W. R. Martin
Ministère de l'Environnement
Hull, Québec

B. S. Muir
Ministère de l'Environnement
Dartmouth, Nouvelle-Écosse

H. A. Regier
Université de Toronto
Toronto, Ontario

J. D. Roseborough
Ministry of Natural Resources
Maple, Ontario

R. A. Ryder
Ministry of Natural Resources
Thunder Bay, Ontario

R. L. Saunders
Ministère de l'Environnement
St. Andrews, Nouveau-Brunswick

G. R. Spangler
Ministry of Natural Resources
South Baymouth, Ontario

J. B. Sprague
Université de Guelph
Guelph, Ontario

W. M. Sprules
Ottawa, Ontario

D. Stevens
Université d'Hawaii
Honolulu, Hawaii

J. S. Tait
Université York
Downsview, Ontario

A. V. Tyler
Université d'État d'Orégon
Newport, Orégon

M. Fry lors des discussions. (Photo S. Griffith)